DIE SPERMATOGENESE VON DEILEPHILA EUPHORBIAE L.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT

VON

JOHANN ERWIN BUDER
AUS EBERSBACH I. S.

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

MIT 4 TAFELN

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1915

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der
Gutachten der Herren Steche und Pfeffer.
Leipzig, den 3. August 1914.
Der Procancellar. Kirchner.

Sonderabdruck aus: »Archiv für Zellforschung«. Bd. XIV, Heft 1.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 27
Kurze Literaturübersicht 28
Material und Technik 29
Nomenklatur 31
A. Samenreifung 31
I. Morphologische Verhältnisse der Hodenanlage 31
II. Verteilung der Geschlechtszellen im Hoden 36
III. Die Versonsche Zelle 38
IV. Die Spermatogonien 43
Die Vermehrungsteilung der Spermatogonien 44
Degenerierende Spermatogonien 46
Die Cystenbildung 47
V. Die Spermatocyten 49
a) Die Synapsis 49
b) Wachstumsperiode 50
c) Konjugation der Chromosomen 51
d) 1. Reifungsteilung 53
e) 2. Reifungsteilung 55
f) Zur Frage des Heterochromosoms 56
B. Samenbildung 58
Die Spermatide 58
1) Das Verhalten der chromatischen Substanz 58
2) Der Nebenkern oder Mitochondrienkörper 59
3) Die Centrosomen 62
4) Das Spitzenstück oder das Acrosom 65
Umformung der Spermatide zum Spermatozoon 66
1) Der Kern 66
2) Der Mitochondrienkörper 67
3) Das Centrosom und der Achsenfaden 68
4) Das Spitzenstück 69
Das reife Spermatozoon 70
Zusammenfassung der Ergebnisse 70
Literaturverzeichnis 73
Tafelerklärung 77

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546828_0067

Einleitung.

Im Jahre 1911 begann ich in dem zoologischen Institute der Universität Leipzig mit einer Untersuchung der Spermatogonese der Lepidopteren. Meine Absicht war, mit Hilfe der Kenntnis der Spermatogenese der Grundarten auch die Spermatogenese ihrer Bastarde zu untersuchen, um ev. auf diesem Wege der Ursache der Sterilität und der Vererbung besonderer väterlicher und mütterlicher Merkmale der Lepidopterenbastarde nahe zu kommen. Hat sich doch gerade in der letzten Zeit immer mehr und mehr die Überzeugung Bahn gebrochen, daß die Vererbungssubstanz vor allen Dingen in den Chromosomen lokalisiert sei, und daß man aus den Evolutionen der Chromosomen gewisse Erscheinungen der Vererbung zu erklären vermöge. Diese Hypothese, der allerdings die Mendelianer, die auf der Basis des Experimentes arbeiten, um die Vererbungserscheinungen zu erklären, jede Möglichkeit, zum Ziele zu gelangen, absprechen, hat seit einer Reihe von Jahren die Anregung zu umfangreichen Untersuchungen über die Spermatogenese der verschiedensten Tierarten gegeben. Am besten eignen sich zu solchen Untersuchungen die Sexualzellen der Insekten. Ihre Chromosomen zeichnen sich nach übereinstimmenden Mitteilungen der einzelnen Forscher durch scharf umschriebene Umrisse aus. Sie erscheinen in allen Stadien der Entwicklung klar und deutlich und gestatten, die Art ihres Baues, ihre Zahl, ihre Entwicklung und Umgestaltung mit Sicherheit festzustellen. Vor allem sind es die Orthopteren und Hemipteren, die mit ihren großen, scharf unterschiedenen und vor allem in nicht zu großer Zahl vorhandenen Chromosomen vorzügliche Objekte zu solchen Untersuchungen abgeben. Die Spermatogenese der Schmetterlinge hat bei weitem nicht so wie die der genannten Insektenordnungen das Interesse der Forscher zu erwecken vermocht. Die Ursache ist nicht begründet in einem Mangel an Material; hier müßte man gerade das Gegenteil erwarten. Sie dürfte wohl darin zu finden sein, daß die durchgängig sehr zahlreichen Chromosomen, die einmal sehr klein sind und dazu auch keine unterscheidende, charakteristische Form haben, für die Lösung der verschiedenen zytologischen Probleme kein günstiges Material darbieten. Diese Tatsache erklärt zur Genüge das geringe Interesse der Naturforscher für dieses Objekt und läßt die wenigen Veröffentlichungen (wenigstens bis zum Beginne meiner Untersuchungen 1911), die über die Spermatogenese der Schmetterlinge vorhanden sind, erklärlich erscheinen. Vor allem fehlt eine, die gesamte Spermatogenese einer

Grundart umfassende Darstellung. Zwar hat Munson (1906) eine umfangreiche Beschreibung der Spermatogenese von *Papilio rutulus* gegeben. Vielfach kommt er aber zu recht eigenartigen Resultaten, die wesentlich von den Befunden an anderen Lepidopteren abweichen. Verf. dieser Arbeit glaubt, vorläufig von einer Untersuchung der Spermatogenese der Lepidopterenbastarde absehen zu dürfen. Er hält es für angebracht, die gesamte Spermatogenese einer Spezies eingehend zu behandeln und auch auf einige im Zusammenhang damit gegebene Fragen einzugehen.

Da einmal insbesondere die Untersuchung über die Samenbildung der Sphingiden recht spärlich ist, dann aber gerade diese zur Kreuzung sich besonders eignen, wählte der Verf. als Untersuchungsobjekte die beiden nahe verwandten Sphingiden *Deilephila euphorbiae* und *Deil. galii*. Es sei hier sogleich erwähnt, daß die Untersuchungen in der Hauptsache an *D. euph.* vorgenommen wurden. Die Untersuchungen, die schon Ende Februar 1913 zum Abschluß gelangt waren, konnten besonderer Umstände wegen erst jetzt zur Veröffentlichung kommen.

Kurze Literaturübersicht.

Die Untersuchungen der Spermatogenese der Lepidopteren beginnen mit den Arbeiten von Carnoy (1884), Spichardt (1886) Cholodkowsky (1880, 1884), Verson (1889, 1896), Platner (1886, 1889), Henking (1890, 1891) und von La Valette St. George (1897). Diese Forscher beschäftigen sich hauptsächlich mit dem Ursprunge der Geschlechtszellen und der Bildung der Spermatozoen, behandeln also die Spermatogenese nur zum Teil. Auch haben sie bei ihren Untersuchungen das Hauptaugenmerk weniger der chromatischen als vielmehr der achromatischen Struktur zugewendet. Im wesentlichen kommt ihren Arbeiten nur historischer Wert zu.

Diese Forscher konnten ihr Material noch nicht mit den gerade in den letzten Jahren überaus verfeinerten Untersuchungsmethoden und technischen Hilfsmitteln in Angriff nehmen, die erst geeignet sind, den gewünschten Einblick zu schaffen. Auch fehlte ihnen bei ihren Untersuchungen die Anregung durch die später ausgebauten, vererbungstheoretischen Erwägungen, die erst geeignet sind, einer spermatogenetischen Untersuchung einen bestimmten Weg zu zeigen. Erst Toyama (1894), Munson (1906), Dederer (1907), Marg. Cook (1910), Doncaster (1911, 1912) und Federley (1913) haben von dem neueren Standpunkt aus die Spermatogenese der Lepidopteren in Angriff genommen. Sie behandeln im wesentlichen nur die chromatischen Strukturen, bis auf Munson, der hauptsächlich auch die achromatischen beschreibt.

Erwähnen möchte ich noch die Arbeiten von Meves (1897, 1900, 1903), Voinov (1903), Grünberg (1903), Stevens (1905), Roepke (1909), Zick (1911), Kopeć (1912) und Seiler (1913), die Sonder- und Nebenfragen der Spermatogenese der Lepidopteren behandeln. Von den Arbeiten dieser Forscher sind ganz besonders die sorgfältigen Untersuchungen von Meves zu erwähnen, dessen Beschreibungen und Zeichnungen sicher zu den besten zu rechnen sind. Ich sehe hier davon ab, auf den Inhalt der einzelnen Arbeiten einzugehen. Ich werde Gelegenheit nehmen, während der Ausführung mehr oder weniger eingehend darauf zurückzukommen.

Material und Technik.

Das für die eigentliche spermatogenetische Untersuchung hauptsächlich in Betracht kommende Hodenmaterial wurde den Puppen ungefähr einen Monat vor dem Ausschlüpfen entnommen. Dies geschah durch Abschneiden der ventralen Seite des Abdomens. Nach Abheben der imaginalen Darmanlage und Auseinanderschieben der unter dieser liegenden Fettkörper fand sich leicht in Höhe des fünften Abdominalsegmentes der bei beiden untersuchten Arten weißlichgrau bis grünweißlich schimmernde, mit Tracheen reich versehene Hoden. Die Präparation der Hoden von Raupen im 4. und 5. Larvenstadium erfolgte nach Betäubung mit Kohlensäure, teilweise auch mit Chloroform durch einen feinen Einschnitt in die Dorsalseite der Haut in Höhe des 5. Abdominalsegmentes. Infolge des durch die stark ausgebildeten inneren Organe herrschenden Druckes treten die Hoden, die unmittelbar unter der Haut und Muskelschicht als paarige Gebilde zu Seiten des Darmes liegen, aus dem Einschnitt heraus und können leicht abpräpariert werden. Raupen der ersten bis dritten Larvenperiode wurden in toto konserviert, Kopf und Abdomen abgeschnitten, um der Konservierungsflüssigkeit ein besseres Eindringen zu ermöglichen. Hoden aus Raupen dieser ersten Stadien zu präparieren, war sehr schwierig. Einmal sind die Hoden auf diesem Stadium sehr klein, dann auch in ihrer Färbung dem umgebenden Muskelgewebe völlig gleich und schließlich auch noch so darin eingelagert, daß sie nicht aus dem Einschnitt heraustreten.

Die Hoden wurden sofort nach dem Herauspräparieren in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Da es darauf ankam, sowohl die chromatischen, als auch achromatischen Zellstrukturen gut fixiert zu erhalten, wurden verschiedene Fixierungsgemische in Anwendung gebracht. Als für einzelne Zwecke geeignet erwiesen sich die starke Chrom-Essig-Osmiumsäure-Mischung nach Flemming, die außer dem Plasma vor allem die Chromosomen gut fixierte. Weiterhin ergab die vom Rathsche Pikrin-

osmium-Platinchlorid-Essigsäuremischung teils ohne, teils mit nachfolgender ungefähr halbtägiger Behandlung mit unreinem Holzessig recht gute Fixierung. Vor allem treten bei dieser Fixierung die Mitochondrien gut hervor. Ebenso erwies sich auch die Hermannsche Platinchlorid-Osmiumsäure-Eisessigmischung als recht geeignet. Eigenartig für dieses Hermannsche und auch für das vom Rathsche Gemisch ist die Tatsache, daß die damit fixierten Objekte auch ohne Färbung die einzelnen Zellelemente bis zu einem gewissen Grade erkennen lassen und daß sie beim Färben nur langsam die Farbe annehmen. Mit ausgezeichnetem Erfolge kamen fernerhin die Zenkersche Kaliumbichromat-Sublimat-Eisessig-Flüssigkeit und nachträglich, allerdings mit wenigstens für die achromatischen Zellstrukturen sehr mangelhaftem Erfolge, noch die von Federley benutzte Alkohol-Chloroform-Eisessigmischung nach Carnoy in Anwendung. Nachdem die Objekte genügende Zeit in der Fixierungsflüssigkeit gehalten worden waren, wurden sie durch der Fixierung entsprechende Alkoholreihen hindurch in Xylol gebracht und in 52° und 58° Paraffin eingebettet. Hierauf wurden von den Objekten hauptsächlich 5 μ und daneben auch 7,5 μ und 10 μ dicke Schnitte verfertigt, die mit Heidenhains Eisenhämatoxylin, teilweise auch mit Orange-G-Nachfärbung behandelt wurden. Die auf diese Weise tingierten Präparate erwiesen sich für die Untersuchung sehr geeignet, besonders deshalb, als man einzelnen Zellstrukturen je nach Belieben mehr oder weniger starke Färbung zu geben vermag. Außer dieser Färbung kam noch mit sehr gutem Erfolge die Dreifachfärbung Safranin-Gentianaviolett-Orange G in Anwendung. Nach dieser Färbung zeigten die Chromosomen der Äquatorialplatten besonders nach Fixierung mit dem starken Flemmingschen Gemisch sehr klare, scharfe Umrisse, so daß ihre Größe, Zahl und Gestalt sehr gut festgestellt werden konnten. Weiter wurden noch mehrere Präparate in Hämalaun-Eosin und Safranin gefärbt. Die mit den beiden letzten Farben behandelten Schnitte dienten hauptsächlich der Kontrolle. Die Zeichnungen wurden alle bis auf Fig. 46, Tafel IV den mit Heidenhains Eisenhämatoxylin behandelten Präparaten abgenommen.

Die mikroskopische Untersuchung erfolgte mit einem Zeiß-Mikroskop mit hom. Ölimmersion $^1/_{12}$ und 1,30 Apertur, mit apochromatischem Objektiv 2 mm Apertur und den Ocularen 1, 4, 5 und den Kompensationsocularen 8 und 12 unter Zuhilfenahme einer künstlichen Lichtquelle. Die Figuren 10—74, Tafel III—V wurden bei Zeiß Apochr. 2 mm Ap. und 1,30 hom. Imm. und Ocular 5 in Tischhöhe, Objekttisch 11,5 cm über dem Zeichenblatt mit einem Leitzschen Zeichenapparat aufgenommen.

Nomenklatur.

Es ist üblich geworden, für die einzelnen Stadien der Spermatogenese die von v. La Valette St. George vorgeschlagenen Bezeichnungen anzuwenden, was auch in vorliegender Arbeit geschehen ist. v. La Val. St. George bezeichnet die Keimzellen im ersten Stadium als Urkeimzellen oder Spermatogonien. Diese entwickeln sich nach einer Reihe von Teilungen während der Vermehrungs-, Teilungs- oder Multiplikationsperiode zu den Spermatocyten, die je nach dem Fortschritt in der Reifung als Primärspermatocyten, Spermatocyten erster Ordnung oder Spermatocyten der ersten Reifungsteilung und als Sekundärspermatocyten, Spermatocyten zweiter Ordnung oder Spermatocyten der zweiten Reifungsteilung bezeichnet werden. Aus diesen Spermatocyten zweiter Ordnung gehen die Spermatiden hervor, die sich schließlich in die voll ausgebildeten reifen Spermatozoen umwandeln.

Die Keimzellen finden sich in gewisser Anzahl in einer Zellkapsel oder Cyste vereinigt. Je nach dem Stadium, auf dem sich die darin befindlichen Keimzellen befinden, hat ihnen Munson (1906) folgende Bezeichnungen, die auch in dieser Arbeit angewandt sind, gegeben:

eine Cyste mit Spermatogonien nennt er Gonocyste,
eine Cyste mit Spermatocyten nennt er Cytocyste,
eine Cyste mit Spermatiden und Spermien nennt er Spermatocyste.

A. Samenreifung.

I. Morphologische Verhältnisse der Hodenanlage und Verteilung der Geschlechtszellen im Hoden.

Die Hoden der Raupen liegen im fünften Abdominalsegment inmitten von Muskelgewebe und Fettkörpern. Sie stellen nierenförmige Gebilde dar, die zu beiden Seiten des Herzens fast dem Darme aufliegen. In den ersten Larvenstadien, also zur Zeit der ersten und zweiten Häutung ist ihre Lage eine mehr seitliche. Auf den spätern Larvenstadien rücken sie dorsal zusammen.

Schon frühzeitig sollen die Geschlechter bei den Lepidopteren differenziert sein, wie Toyama, v. La Val. St. George, Grünberg, Munson, Kopeć und Zick übereinstimmend bekunden. Allerdings ist es nicht leicht, ♂ und ♀ auf dem frühen Stadium des ausgeschlüpften Embryos zu unterscheiden, da Hoden und Ovarien in der Form der Anlage, in der Gestalt der Genitalschläuche, besonders aber in dem Aussehen der Keimelemente beider Geschlechter außerordentlich übereinstimmen. Bei Be-

stimmung des Geschlechts hält man sich vor allem an zwei Beobachtungen: Einmal soll der junge Hoden bei gleichalterigen Embryonen größer sein als das junge Ovarium. Darnach das Geschlecht der jungen *D. euph.*-Raupe zu bestimmen, führt zu einem ungewissen Resultate; denn gerade bei *D. euph.* entwickelt sich der Hoden sehr langsam, so daß kaum mit Sicherheit ein Größenunterschied der Keimorgane in den jungen, eben ausgeschlüpften Larven festzustellen ist. Sicherer kommt man dagegen durch die zweite Beobachtung zum Ziele: Der paarige Hoden ist in der Weise zu beiden Seiten des Darmes gelagert, daß die vier Follikel, aus denen sich jede Hälfte zusammensetzt, »mit ihren hinteren, verbreiterten Enden nach der lateralen Außenseite und mit den schmalen Mündungen in die Samenleiter nach der medialen, einander zugekehrten Innenseite der Drüse gerichtet sind, während sich bei den Ovarien die Sache, wenn auch nicht bei allen Lepidopteren gerade umgekehrt verhält: Die rundlichen Scheitel der Ovarialkammern liegen an der inneren, ihre Mündung in die Leitungsstränge an den äußeren Seiten der Gonaden«. Trotzdem, daß mir nicht viel Material aus diesem Stadium zur Verfügung stand, möchte ich dieser Ansicht beipflichten. Bei Gonaden eines jungen *Euph.*-Räupchens, deren schmale Follikelseiten einander zugekehrt waren, zeigten die Keimzellen, die um die noch zu beschreibende, auf diesem frühen Stadium noch unscheinbare Versonsche Zelle liegen, nach dieser gerichtete Plasmafortsätze, ganz ähnlich denen der Spermatogonien der späteren Larvenstadien. Die Ähnlichkeit jener Keimzellen mit diesen Spermatogonien läßt den Schluß zu, daß jene Gonaden Hoden sind.

Auf späteren Stadien sind die Geschlechter deutlich unterschieden. Die Hoden sind größer als die Ovarien, die Follikel der Hoden sind rundlich bis eiförmig, während die der Ovarien sich in die Länge strecken, außerdem bleibt beim Hoden die Versonsche Zelle inmitten eines Kranzes von jungen Spermatogonien, während sie im Ovarium durch einen von der blinden Follikelwand ausgehenden Strang aus der Masse der Oogonien an das blinde Ende, an dem sie ihre endgültige Lagerung erhält, herausgezogen wird.

Während der vierten und fünften Larvenperiode rücken die immer mehr und mehr herangewachsenen Hoden, die in ihrem Wachstum aber bei weitem nicht mit dem der ganzen Raupe Schritt halten, dorsal näher zusammen, um kurz vor oder erst am Beginne der Verpuppung auf der Rückenseite zwischen dem dorsalen Herzen und dem ventralen Darme zu einem unpaaren, kugelförmigen Gebilde zu verschmelzen. Am Beginne der Puppenruhe deutet noch ein Einschnitt das Zusammentreten der beiden Hoden zu einem unpaaren Organ an. Gegen Ende der Puppen-

zeit verschwindet er. Zugleich macht sich dabei eine eigenartige Verdrehung der Hodenfollikel um die Längsachse geltend, die während des Imaginalstadiums noch weiter fortschreitet, so daß ein Querschnitt durch einen Hoden in diesen letzten Stadien ein ganz anderes Bild gewährt als in den vorhergehenden. Im großen ganzen stimmt der Bau des Hodens von *D. euph.* in den Stadien, die ich beobachtet habe, mit den Typen überein, die Cholodkowsky 1884 auf Grund umfangreicher Untersuchungen feststellen konnte:

1. Typus: der embryonale oder Grundtypus, mit zwei Hoden, deren Samenfollikel ganz getrennt sind.

2. Typus: der larvale oder Raupentypus mit zwei Hoden, deren je vier Follikel von einer gemeinschaftlichen Hülle umschlossen sind.

3. Typus: der Chrysaliden- oder Puppentypus, mit einem unpaaren Hoden, der eine äußerliche mediane Einschnürung besitzt und

4. Typus: der definitive oder Imaginaltypus mit einem unpaaren, der äußeren Einschnürung entbehrenden Hoden, innerhalb dessen die Follikel meist um die Längsachse des Hodens gewunden sind.

Es scheint nur wenig Ausnahmen von diesen vier Typen zu geben. Ed. Brandt fand bei *Hepialus humuli*, »daß die zwei Anlagen zu je vier Follikeln in der Imago als zwei getrennte Hoden persistieren, die aus vier ganz deutlich voneinander geschiedenen, rosettenförmig unter sich zusammenhängenden Schläuchen bestehen«. Und Geyer konnte (1913) an allen von ihm untersuchten Sphingidenhoden außer dem des Ligusterschwärmers feststellen, daß schon auf den jüngsten Raupenstadien die 2 × 4 Follikel zu einem unpaaren Gebilde verschmolzen sind und einer achtstrahligen Rosette gleichen, wie das auch schon Spichard (1886) an *Smerinthus populi* bemerkt hat. Weiter konnte Federley an *Pygaera* feststellen, daß die beiden Hoden auch nach der letzten Häutung noch deutlich getrennt sind und es bei den meisten Individuen auch im Imagostadium bleiben.

Das Zusammentreten der larvalen paarigen Hoden zu einem unpaaren Gebilde in der Puppe und Imago haben die alten Forscher nicht erkannt. So beschreibt Swammerdam die Hoden von *Vanessa urticae*-Raupen als zwei nierenförmige Körper, die er bei der Puppe nicht wiederfindet, wohl aber um dieselbe Stelle herum einen kugeligen, roten Körper. Er erkennt in diesem nicht die zu einem unpaaren Gebilde zusammengetretenen Hoden. Dies festzustellen gelang erst Bessels 1867 an *Bombyx mori*.

Jeder Hoden besteht aus vier eiförmigen Follikeln. Diese Vierfächrigkeit macht sich schon äußerlich in Gestalt dreier Querfurchen geltend.

Diese Querfurchen bleiben auch nach dem Zusammentreten zu einem unpaaren Körper erhalten.

In den ersten Raupenstadien zeigt jeder Hoden bindegewebige spitze Fortsätze an der Vorder- und Hinterseite. Diese dienen der Einheftung der Hoden in das umgebende Gewebe. Auf den späteren Stadien, auf welchen eine Anzahl Tracheen an die Hoden treten, und in denen die Ausführungsgänge besser ausgebildet sind, schwinden diese Fortsätze.

Ursprünglich sind die Hoden von einer gemeinsamen Membran umgeben; später, etwa von der dritten Larvenperiode ab, differenziert sich diese in zwei Schichten: in eine innere, von Munson (1906) als Tunica propria, und eine äußere als Tunica adventitia bezeichnete. Die äußere Hülle umgibt den ganzen Hoden. Sie reicht auch nach dem Zusammenwachsen der Hoden zwischen diese, greift aber nicht in die Follikelwände hinein. Diese äußere Schicht wird aus Bindegewebe gebildet, das aus einer ein- bis mehrschichtigen Lage von Zellen sich zusammensetzt. An und in diese äußere Schicht treten zahlreiche Tracheen, die teilweise auch bis in die innere Schicht und in die die einzelnen Follikel trennenden Wände reichen. Die innere Schicht tritt deutlich erkennbar hervor. Sie ist mit etwas Pigment versehen, das sie leicht von der äußeren Membran abhebt, durch das auch die grünlichweiße Färbung des Hodens bedingt wird. Dies Pigment wechselt bei den verschiedenen Lepidopteren. So enthalten z. B. die Hoden von *Papilio rutulus* hellrotes Pigment, von *Pieris* tiefrotviolettes, von *Vanessa io* braungelbes, von *Van. polychloros* zitronengelbes, von *Lymantria dispar* fleischrotes, von Saturniden schwachgelbes. Eine besondere, biologische Bedeutung dürfte diese Färbung nicht haben. Erwähnen möchte ich nur, daß bei manchen Lepidopteren die Färbung der Hoden eine andere als die der Ovarien ist. So erwähnt Geyer (1913), daß die Hoden von *Lymantria dispar* gelb, die Ovarien aber orangefarben sind. Bei *D. euph.* ist kein so ausgezeichneter Unterschied zu merken.

Bei den mit Osmiumgemischen fixierten Hoden tritt die innere Membran ganz besonders stark hervor. Dies wird bedingt durch zahlreiche, in sie unregelmäßig eingelagerte Fett- und Öltropfen, die durch das Osmium eine Braun- und Schwarzfärbung erfahren. Man kann diese Fetttropfen auch in der zwischen die einzelnen Follikel hineinragenden Wand gelagert finden, hier aber nicht in so reichem Maße. Diese Fettropfen erweisen sich als aufgespeicherte Reservestoffe, die den Keimzellen als Nahrung dienen. Gerade an den Stellen, an denen die Keimzellen an die Wand herantreten, finden sich auch diese Stoffe angehäuft (Taf. II, Fig. 9). Die Cysten legen sich eng der Follikelwand an und kommen hier in unmittelbare Nähe der Nahrungsstoffe. Wahrscheinlich erfolgt eine direkte

Aufnahme derselben durch die Cystenwand, die sie ihrerseits wieder an die Keimzellen abgibt. Weiterhin werden diese Stoffe auch in die Follikel selbst entleert und von den Cysten aufgenommen. An mit Osmiumgemischen fixierten, aber nicht gefärbten Präparaten kann man solche Reservenährstoffe vor allem auch im Gedränge der Spermatogonien erkennen; durch den hier herrschenden Druck werden sie oft verzerrt.

Daß die Abgabe der Nahrung aus der inneren Membran ausschließlich indirekt auf dem Umwege über die Versonsche Zelle erfolgt, wie das z. B. Grünberg annimmt, halte ich auf Grund meiner Beobachtung für unrichtig. Bei *D. euph.* ist die gesamte innere Membran selbständig den Hodeninhalt ernährend tätig. Dies will mir noch besonders dadurch als gewiß erscheinen, daß diese Membran, in die während der vierten und fünften Larvenperiode, noch mehr aber zum Beginne der Puppenruhe reichlich Reservestoffe abgelagert worden sind, so daß sie in diesen Stadien ihre größte verhältnismäßige Dicke erhält, zur Zeit der Spermareife, zur Zeit des größten Nahrungsbedarfes der Keimzellen, gegen Ende der Puppenruhe allmählich schwindet und auf dem Imaginalstadium zu einem unscheinbaren Belag der äußeren Haut reduziert wird. Von diesem Schwinden werden auch die Follikelwände ergriffen. Diese werden sogar teilweise in der Imago zu ganz unscheinbaren Geweberesten reduziert, die regellos zwischen den in reicher Anzahl vorhandenen Spermatocysten lagern. Ferner zeigen die Kerne der die innere Membran bildenden Zellen eine diffuse Verteilung ihres Chromatins, wie es oft bei sekretorisch tätigen Zellen zu beobachten ist.

Die Ausführgänge der *D. euph.*-Hoden stellen bis ins spätere Puppenstadium, ungefähr zwei Monate vor dem Ausschlüpfen einfache, solide, in den ersten Stadien ganz unscheinbare Zellstränge dar. Beim lebenden Tier sind sie völlig wasserhell. Erst durch die Konservierung werden sie sichtbar. Sie sind gleichmäßig dünn, nur in unmittelbarer Nähe des Hodens zeigen sie eine geringe Anschwellung, den in der Imago besonders stark entwickelten Calix. Je mehr die Zeit des Ausschlüpfens herannaht, um so mehr bilden sich die Ausführungsgänge aus. Wenige Tage vor dem Ausschlüpfen haben sie ihre endgültige Gestaltung erlangt. Mit fortschreitender Ausbildung werden sie auch im lebenden Tiere immer sichtbarer. Im Calix verzweigen sich die als Vasa deferentia bezeichneten Ausführgänge in je vier Zweige, deren jeder in einen Follikel hineingreift und sich hier trichterförmig öffnet. Vom Calix ab sind die V. d. dünne, glatte Röhren, die ungefähr in der Mitte ihrer Länge eine bläschenförmige Verdickung aufweisen. Beide V. d. greifen um den Darm herum. Unter diesem münden sie in die paarigen Samenblasen, in die auch die Anhangs-

drüsen treten. Schließlich vereinigen sich die Vesiculae seminales zu einem gemeinsamen Ductus ejaculatorius. Dieser glatte Ausführgang läuft in den chitinösen Penis aus.

Die Vasa deferentia sind mit einem Säulenepithel von großen Zellen ausgekleidet. Diese weisen große, im Calix langgestreckte, im übrigen V. d. leicht ovale bis kugelrunde Kerne auf, die überaus reich mit Chromatin ausgestattet sind. Auffällig ist, daß sich dieses Epithel mit Heid. Eisenhämat. intensiv bläulich färbt, so daß es sich von der Umgebung scharf abhebt. Aus jedem Follikel führt ein mit solchem Epithel ausgekleideter Gang in den Calix. Hier öffnen sich die Gänge zu einem gemeinsamen Hohlraum in der Weise, daß die Wände der Gänge sich aufspalten und als acht Falten weit ins Lumen des Calix reichen. Diese Falten, deren Kerne besonders chromatinreich, scharf tingiert und langgestreckt sind, verlaufen ganz allmählich. Ihr Bau läßt den Schluß zu, daß sie sezernierend tätig sind, wahrscheinlich zu dem Zwecke, daß durch die von ihnen ausgeschiedene Flüssigkeit den Spermatozoen oder oft ganzen Spermatozoenbündeln ein leichtes Durchgleiten durch das V. d. ermöglicht wird.

II. Die Verteilung der Geschlechtszellen im Hoden.

In dem unpaaren Hoden der Puppe aus der Zeit von mindestens 4—2 Wochen vor dem Ausschlüpfen sind sämtliche Stadien der Spermaentwicklung vorhanden. Hoden aus diesem Alter eignen sich darum besonders gut zum Studium der Spermatogenese. Die Anordnung der Keimzellen in den eiförmigen Follikeln ist nun allerdings nicht eine so regelmäßige, wie dies etwa in den schlauchförmigen Hoden vieler Insekten, namentlich der Orthopteren der Fall ist. In der Nähe der hinteren Wand eines Follikels, d. i. die dem Ausführungsgange gegenüberliegende, liegt die Versonsche Zelle, so genannt nach dem Italiener Verson, der zum ersten Male (1889) eine ausführliche Beschreibung derselben gab. Vor ihm hatte sie schon Spichardt (1886) im Lepidopterenhoden gefunden und derselben kurz Erwähnung getan. Zick hat für diese, dem Schmetterlingshoden eigentümliche Zelle den Namen Apicalzelle vorgeschlagen.

Die Versonsche Zelle ist rings umgeben von einer reichen Zahl von Spermatogonien, die sich in lebhafter mitotischer Teilung befinden. Je weiter sich die älteren Spermatogonien von der Vers. Z. entfernen, um so weiter schreiten sie in der Entwicklung fort und treten zu Zellhaufen zusammen, die sich mit je einer Cystenhülle umgeben. Sämtliche Keimzellen einer Cyste stammen von einer Spermatogonie, die sich mehrmals

teilt. In einer Cyste mögen schließlich 120—130 Geschlechtszellen vorhanden sein. Diese Anzahl läßt auf eine 7—8malige Teilung schließen. Davon kommen 5—6 Teilungen auf die Vermehrungsteilung der Spermatogonien. Die Spermatocyten der Wachstumsperiode liegen am Rande der Spermatogonienanhäufung um die Vers. Z. Im übrigen Teile des Follikels nehmen die Spermatocyten ihre weitere Entwicklung bis hin zum Spermatozoon. Diese Stadien liegen vielfach regellos durcheinander, so daß es gar nicht so selten vorkommt, daß reife Spermatocysten zwischen Cytocysten lagern. Allerdings finden sich die Spermatocysten in der Hauptsache in der Nähe der Ausführungsgänge. Diese bis zu einem gewissen Grade immerhin noch regelmäßige Anordnung erleichtert wenigstens etwas das Erkennen des Entwicklungsganges von der Spermatogonie bis zum reifen Spermatozoon.

In bezug auf die Verteilung der einzelnen Entwicklungsstadien der Keimzellen auf die einzelnen Lebensabschnitte des Schmetterlings weicht *Deilephila euphorbiae* stark von anderen Formen, auch von den nahe verwandten *Smerinthus*-Arten ab. Vor allem ist die lange Zeit, die die Geschlechtszellen bis zu ihrer Reife brauchen, auffällig. Die jungen Raupen entschlüpfen ungefähr Anfang bis Mitte Juli dem Ei und erst Ende Mai bis Anfang Juni sind die ersten Spermatozoen herangereift. In der ersten und zweiten Hodenperiode sind die Hoden mit Spermatogonien angefüllt. In den folgenden Perioden schreiten die ältesten Geschlechtszellen ganz allmählich zu dem nächsten Stadium vor. Beim Beginn der Verpuppung sind die Spermatocyten ungefähr bis zum Beginne der ersten Reifungsteilung gelangt. Auf diesem Stadium scheinen die Zellen bis zum Eintritt wärmerer Tage zu verharren, wenigstens finden sich die ersten Reifungsteilungsfiguren erst Mitte März. Bis in die Mitte der Puppenruhe sind die Hoden prall mit Geschlechtszellen gefüllt. Erst nach dieser Zeit, wenn der Hoden sich stärker vergrößert und die innere Membran durch reiche Nährstoffabgabe etwas abnimmt, werden die Follikel geräumiger. Dann ist auch den Spermatocyten mehr Raum zur Entwicklung gegeben. Ungefähr 4—2 Wochen vor dem Ausschlüpfen sind die ältesten Keimzellen zu reifen Spermatozoen entwickelt. Je mehr das Ende der Puppenruhe herannaht, um so mehr Spermatiden wandeln sich zu Spermatozoen um. In der Imago selbst finden sich nur noch Spermatozoen, entweder noch in der Cyste, oder aus dieser gelöst; außerdem noch in unmittelbarer Nähe der Versonschen Zelle einige Gono- und Cytocysten, dicht an die hintere Follikelwand gedrängt, bedingt durch den Druck der das Follikellumen anfüllenden Spermatocysten, auf deren Längsstreckung auch die gerade zu dieser Zeit auftretende Torsion des gesamten Hodens um seine

Längsachse zurückzuführen ist. Die in der Imago noch um die Vers. Z. gelagerten Spermatogonien und Spermatocyten entwickeln sich nicht weiter.

Den hier an *D. euph.* beschriebenen Entwicklungsverlauf scheinen nur wenige Arten durchzumachen. So berichtet nur Munson (1906), daß die Hoden von *Papilio rutulus* ungefähr einen Monat vor dem Ausschlüpfen aus der Puppe reife Spermatozoen in größerer Zahl aufweisen, nachdem die ersten von ihm schon in der Mitte der Einpuppungsperiode gefunden wurden. Ähnliches vermochte Margarete Cook (1910) an *Danais archippus*, *Papilio cresphontes* und *Acronycta* festzustellen. Weiter berichtet Kopeć (1912) von Pieriden und Quercifolia, daß in der fünften Larvenperiode noch keine Spermatiden, sondern nur ausschließlich Spermatogonien und Spermatocyten vorkommen. Im Gegensatz zu diesen Befunden von Kopeć an Pieriden berichtet Zick (1911), daß er in den Hoden von *Pieris brassicae* und von *Vanessa* schon in der dritten und vierten Larvenperiode die Umwandlung von Spermatiden zu Spermatozoen beobachten konnte. Ähnliches vermochte Kopeć (1912) an *Lymantria dispar* festzustellen. Hier finden sich schon am Ende der dritten Larvenperiode zahlreiche Spermatiden, die sich am Ende der vierten, zumeist aber erst in der fünften Larvenperiode zu Spermatozoen umwandeln. Ähnliches, wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise, konnte er an *Chrysorrhea-*, *Monacha-* und *Salicis*-Raupen beobachten. Federley berichtet, daß er an *Pygaera*-Arten schon vor der letzten Häutung alle Entwicklungsstadien der Samenzellen von ganz jungen Spermatogonien bis zu fast reifen Spermatozoen gefunden habe. Diesen letzteren Befunden von Kopeć, Zick und Federley an verschiedenen Lepidopteren möchte ich noch einen an *Smerinthus ocellatus* hinzufügen. Hier zeigen ebenfalls die Follikel eines präparierten Hodens der fünften Larvenperiode zahlreiche reife Spermatozoen, in der zweiten Larvenperiode dagegen nur erst Spermatogonien und Spermatocyten. Hoden der anderen Larvenstadien standen mir nicht zur Verfügung.

III. Die Versonsche oder Apicalzelle.

Die Versonsche Zelle liegt in der Nähe der hinteren Wand jedes Follikels, d. i. die dem Ausführungsgange gegenüberliegende. Sie ist rings umgeben von zahlreichen, isolierten, in dem Larven- und jüngeren Puppenstadium dicht aneinander gedrängten Spermatogonien. Auf dem ersten Larvenstadium hat sie durchaus noch das Aussehen einer Spermatogonie. Sie ist besonders daran zu erkennen, daß die hier noch in geringer Anzahl vorhandenen Spermatogonien Plasmafortsätze nach ihr entsenden.

Schon von der zweiten Larvenperiode ab, in der durch häufige Teilung die Spermatogonien in reicherer Zahl sich um sie scharen, zeichnet sie sich durch ihre Größe vor dem gesamten Follikelinhalte aus. Mit dem Wachstum des Hodens nimmt auch ihre Größe fortgesetzt zu, um gegen Ende der Puppenruhe ihren Höhepunkt zu erreichen. In jedem Hodenfollikel findet sich, auch auf dem Imaginalstadium, eine Versonsche Zelle. Munson konnte dagegen an *Pap. rutulus* feststellen, daß von den acht Hodenfollikeln höchstens vier mit einer Versonschen Zelle versehen waren; diese Beobachtung ist bisher nur an diesem Schmetterlinge gemacht worden. Wenigstens findet sich in der Literatur keine weitere entsprechende Angabe.

Die Versonsche Zelle erweist sich im besonderen als eine verhältnismäßig sehr große Zelle, mit viel Plasma, das reich verzweigt ist. In ihrer Mitte findet sich ein großer, entweder kugeliger, oder, und das ist gewöhnlich der Fall, ein langovaler Kern. Das Chromatin ist vielfach in einem feinen Netzwerk über den ganzen Kern verteilt, oft aber auch im Centrum des Kernes zu einem Gebilde ohne bestimmte Form konzentriert. An gefärbten Präparaten fällt ein Unterschied in der Farbe des Protoplasmas der Apicalzelle und dem der Spermatogonien auf. An beispielsweise mit Hämatoxylin tingierten Schnitten erscheint das Plasma der Spermazellen bläulich gefärbt; das Plasma der Apicalzelle hat seinen natürlichen, bzw. durch die Fixierung erlangten Farbton behalten. Wie dem Hämatoxylin leistet es auch der Einwirkung anderer Kernfarbstoffe Widerstand. Nur Safranin vermag eine Färbung hervorzurufen.

Im Imaginalstadium scheint der Widerstand den Farben gegenüber nicht mehr so intensiv zu sein. Hier nimmt das Plasma bei Färbung mit Heidenhains Hämatoxylin einen leicht bläulichen Ton an.

Im Plasma der Apicalzelle finden sich, unregelmäßig eingelagert, dunklere Körper, die oft das Aussehen von Keimzellen besitzen, in der Hauptsache aber kleiner als diese sind. Außer diesen kommen, wie die mit Osmiumgemischen fixierten Objekte erkennen lassen, auch Fetttropfen in der Apicalzelle vor. Ihre Anwesenheit kann man an nicht gefärbten Schnitten besonders in der fünften Larvenperiode und dem Anfang der Puppenruhe feststellen.

Schwierig ist es, festzustellen, ob die einzelnen Äste des reich verzweigten Plasmaleibes zwischen die Spermatogonien hineinreichen oder ob jeder dieser Fortsätze mit dem Plasma je einer in der Nähe der Apicalzelle liegenden Spermatogonie im Zusammenhange steht. Mir will es nach allem scheinen, als sei diese letztere Annahme hauptsächlich die richtige.

In bezug auf ihren Ursprung dürfte wohl die Ansicht von v. La Valette St. George die meiste Wahrscheinlichkeit haben. Seiner Meinung nach ist sie aus einer Spermatogonie entstanden. Er schreibt darüber: »Wenn ich mich über die Herkunft dieser Zelle äußern soll, so kann ich nichts anderes annehmen, als daß sie als eine umgewandelte Spermatogonie aufzufassen sei«. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. 1897. S. 757.) Zu dieser Auffassung kam er durch die große Ähnlichkeit, die die Apicalzelle auf dem frühesten Stadium mit den Spermatogonien hat, höchstens daß sie sich durch ein »dichteres, dunkleres Plasma« von den eigentlichen Keimzellen unterscheidet.

Ganz anderer Ansicht über die Abstammung der Versonschen Zelle ist Toyama (1894). Er hält sie nicht für eine umgewandelte Spermatogonie. Er glaubt vielmehr, daß sie aus einer Zelle der bindegewebigen Hülle ihre Entstehung nimmt. Sie soll durch Einstülpung in das Innere der Follikel gelangen. Diesen Vorgang schildert er mit folgenden Worten: »Hand in hand with this change (gemeint ist die Bildung der Follikelwände) an other depression appears on each of these testicular tubes, and in a testis of a larva four days old, there is seen a large cell in each of these secondary depressions of the follicle. This large cell is the origin of Versons cell found in the blind end of the testicular follicle.« Diese Ansicht Toyamas hat nun allerdings starken Widerspruch gefunden. Man stößt sich besonders daran, daß Toyama die Befunde an Hoden von vier Tage alten Raupen zum Beweise seiner Ansicht benutzt. Auf diesem Stadium hat die Apicalzelle schon ein von den Keimzellen abweichendes Aussehen, was leicht die Veranlassung werden kann, sie als ein dem Hodeninhalt ursprünglich fremdartiges Gebilde anzusehen.

Den im jugendlichen Raupenhoden von Toyama als Einstülpung bezeichneten Auswuchs der hinteren Follikelwand deuten Grünberg und Zick als starke Verdickung derselben, die sekundär entsteht und die Aufgabe hat, die Apicalzelle in das Gedränge der Spermatogonien zu schieben, wohin zu gelangen ihr selbst die Kraft fehlt. Neuerdings hat auch Schneider diese Frage beantwortet. Doch kann ich hier nur auf seine demnächst erscheinende Arbeit verweisen.

Eigentlich noch recht wenig geklärt ist die Funktion der Versonschen Zelle. Verson behauptet von ihr, daß sie die eigentliche und einzige Urkeimzelle eines Hodenfaches sei. Aus ihr soll der gesamte Hodeninhalt entstehen, der sich überhaupt im Laufe der Entwicklung in einem Hodenfach findet. Er faßt seine Ansicht in folgende, einem Aufsatze von v. La Valette St. George entnommenen Worte zusammen. »Aus dieser in jedem Fache, nahe dessen konvexer Basis liegenden, ein-

zigen großen Keimzelle nehmen nach und nach alle organisierten Bildungen, aus welchen der Inhalt des ganzen Faches besteht, ihren Ursprung.« Diese Ansicht ist von verschiedenen Forschern widerlegt worden. Munson scheint ihr allerdings noch zuzuneigen. Er schreibt: »I shall present other good reasons for believing this to be real original germ cell, for which reason I have called it the grand mother stem cell« (Munson S. 64).

Auch die andere Ansicht Versons, daß die Apicalzelle während ihres ganzen Lebens neue Keimzellen durch amitotische Ein- und Abschnürungen ihres Kernes bilde, ist durch die neueren Untersuchungen als ein Irrtum erkannt worden. Schon Toyama konnte feststellen, daß der Kern der Versonschen Zelle sich niemals direkt oder indirekt teile. In den älteren Stadien zerfällt der Kern mancher Apicalzellen in mehrere Stücke. Hier handelt es sich aber um Degenerationserscheinungen, nicht etwa um Teilungen. Das, was Verson für abgeschnürte Teilstücke des Kernes der Apicalzelle und für entstandene Spermatogonien hält, deutet Grünberg (1903) als »schwarz gefärbte, teilweise von hellen Höfen umgebene Körner, die sich auf späteren Stadien in großer Anzahl im Plasma der Apicalzelle finden. Sie sind aber nicht aus dem Kern derselben, sondern aus aufgelösten Keimzellen hervorgegangen und werden als Nährmaterial für die übrigen Keimzellen verwandt«.

Zu ganz anderer Auffassung ist Munson (1906) auf Grund seiner Befunde an *Papilio rutulus* gekommen. Er glaubt, daß die dem Zellplasma der Versonschen Zelle eingelagerten Körper wirkliche Zellen mit Kernen seien, nicht Körner, wie er ursprünglich und vor ihm alle Forscher angenommen hatten. Diese Zellen treten aus der Versonschen Zelle heraus hin an die Spermatogonien und werden zu Cystenzellen. In der Bildung dieser Cystenzellen erblickt er eine Originalfunktion der Apicalzelle. In bezug auf den Ursprung dieser eingelagerten Zellen gibt er nichts Bestimmtes an. Daß sie etwa durch Teilung der Apicalzelle entstehen, hat er nicht finden können. »I find nothing suggesting an origin of the cortical nuclei from the nuclei of the grandmother stem cell« (Munson S. 66).

Die Befunde an *Deilephila euphorbiae* sprechen gegen die Auffassung Munsons. Bei diesen Objekten zeigt sich, daß diese der Versonschen Zelle eingelagerten Körper hauptsächlich erst in den späteren Stadien sich im Plasma der Apicalzelle befinden. Man müßte hier doch im Gegenteil erwarten, daß sie gerade in den ersten Larvenstadien, etwa in der zweiten bis dritten Larvenperiode, auftreten, auf welchem Stadium hauptsächlich die Keimzellen sich in Cysten vereinigen, also solche die Cysten bildenden Zellen vor allem notwendig sind. Das Plasma der Apicalzellen von Hoden dieser Perioden enthält entweder gar keine oder nur ganz wenig solcher

eingelagerter Zellen. Wahrscheinlicher ist mir die Ansicht Grünbergs. Es ist leicht denkbar, daß einige der auf einem späten Stadium entstehenden Spermatogonien, die nur noch wenig Aussicht haben, zu Spermatozoen heranzureifen, in die Apicalzelle wandern, um hier zu Nahrungsstoffen umgearbeitet zu werden.

Wie schon erwähnt, hält Grünberg (1903) auf Grund seiner speziellen Untersuchung die Apicalzelle für das den gesamten Follikelinhalt ernährende Organ. Als solches ist sie in zweifacher Hinsicht tätig: assimilatorisch und sezernierend; assimilatorisch insofern, als sie die in ihrer unmittelbaren Nähe sich befindlichen oder in ihr Plasma eingewanderten Keimzellen auflöst, oder aus der pigmentierten, inneren Schicht der bindegewebigen Hülle Nahrungsstoffe aufnimmt, verarbeitet und als Nahrungsstoffe an die Spermatogonien abgibt; sezernierend insofern, als sie in ihrem Innern selbst Nahrungsstoffe produziert und weitergibt. Daß dabei auch der Kern der Apicalzelle selbst mit tätig ist, glaubt er aus »Gestaltsveränderungen, Auftreten von Fortsätzen und Verschwinden von Kerngrenzen« annehmen zu dürfen. Daß nicht die Apicalzelle allein die Ernährung des Follikelinhaltes übernimmt, daß dabei vielmehr die gesamte Hüllmembran gleichmäßig beteiligt ist, hatte ich schon Gelegenheit auszuführen, eine Ansicht, die schon Zick mit aller Entschiedenheit vertritt. Der Apicalzelle schreibt dieser allerdings auch eine ernährende Funktion zu. Diese Ernährung durch dieselbe geschieht in einer besonderen Absicht Sie soll für die Entwicklungsdifferenz unter den Keimzellen sorgen. Zick verweist dabei auf das Puppenstadium, auf welchem sich in kontinuierlicher Reihenfolge von isolierten Primärspermatogonien bis hinauf zu voll ausgereiften Spermatozoen alle Stufen der Spermaentwicklung finden, eine Erscheinung, die, wie schon erwähnt, auch die Hoden von *Deilephila euphorbiae* auf dem Puppenstadium von mindestens 4—2 Wochen vor dem Ausschlüpfen gewähren. (Taf. II, Fig. 7.) Zick meint, daß die Apicalzelle immer nur einen Teil der im Follikel vorhandenen Keimzellen zu ernähren vermag. Dadurch bekommen diese einen Entwicklungsvorsprung gegenüber ihren Geschwistern und ein allmähliches Reifen der Keimzellen ist die natürliche Folge. Nur eins fragt sich dabei: Werden hier die der Apicalzelle anliegenden oder von ihr entfernten Keimzellen ernährt, ist somit ihre Ernährung eine das Wachstum hemmende oder fördernde? Nach Zicks Darstellung kann man annehmen, daß die der Apicalzelle etwas entfernten Keimzellen vor allem von dieser ernährt werden, wodurch der Entwicklungsvorsprung bedingt wird. Unverständlich bleibt nur, weshalb dabei nicht auch die zwischen der Apicalzelle und den von ihr ernährten Keimzellen liegenden Spermatogonien ernährt werden. Sie liegen

doch am Wege, den die Nahrungsstoffe zurückzulegen hätten. Besser scheint mir die Erklärung, daß die Apicalzelle mit einer spezifisch ernährenden Funktion die Entwicklung der um sie sich scharenden Keimzellen bis zu einem gewissen Grade hemmt, und daß die älteren, von der Apicalzelle durch neugebildete Spermatogonien weggedrängten Keimzellen allmählich diesem hemmenden Einflusse entzogen werden. So vermögen sie ganz allmählich zum jeweils nächsten Stadium fortzuschreiten und langsam heranzureifen. Dieser retardierende Einfluß der Apicalzelle verhindert also einmal ein zu frühes Reifen, dann auch späterhin ein gleichzeitiges Reifen der Keimzellen. Dieses würde »einen einmaligen heftigen, aber kurz andauernden Erguß von Spermatozoen zur Folge haben, deren Menge in Anbetracht des beschränkten Raumes nicht sehr groß sein könnte. So aber ist ein kontinuierlich fließender Strom von Keimzellen gewährleistet.« Eine gewisse Bestätigung dieser Ansicht, daß die Versonsche Zelle einen den Entwicklungsgang der Keimzellen regulierenden Einfluß ausübt, bietet die Beobachtung Munsons an *Pap. rutulus*: »Follicles that do not contain such a cell (gemeint ist die grandmother stem cell = die Apicalzelle), soon have all their contents converted into mature spermatocysts.«

Diese Theorie, daß die Apicalzelle mit einer spezifisch ernährenden Funktion zugleich auch die eines Regulators in der Entwicklung des Hodeninhaltes spielte, eine Funktion, die die allseitig ernährende, pigmentierte, innere Hülle zu übernehmen wohl kaum imstande wäre, hat sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich. Exakte Beweise lassen sich dafür jedoch nicht erbringen. Das Experiment wird wohl erst geeignet sein, bestimmtere Auffassung über ihre Funktion zu geben. Erst wenn es gelingen wird, die Apicalzelle aus dem lebenden Hoden zu entfernen, wird es aus den dadurch bedingten Folgeerscheinungen möglich werden, Licht in dies auch jetzt noch dunkle Gebilde zu bringen.

IV. Die Spermatogonien.

Als Spermatogonien bezeichnet man die jüngsten Stadien der Keimzellen. Sie liegen in unmittelbarer Nähe der Apicalzelle rings um diese herum. Sie besitzen einen im Verhältnis zur ganzen Zelle großen, sphärischen oder ovalen Kern, der von wenig Plasma umgeben wird. Um und zwischen die der Apicalzelle am nächsten befindlichen Spermatogonien greifen, wie ganz deutlich zu beobachten ist, Plasmaäste der Versonschen Zelle, oder die Spermatogonien liegen ganz im Plasma derselben eingebettet. Hierin mag wohl ein Grund zu der Annahme liegen, diese Spermatogonien nähmen in der Apicalzelle ihre Entstehung. Die außer-

halb der Apicalzelle liegenden Spermatogonien haben ihr Plasma einseitig angehäuft und zwar in Richtung auf den Kern der Apicalzelle. Vielfach ist es zu einem Kegel ausgezogen, dessen Spitze nach dem Kern der Apicalzelle zeigt. Auffällig ist, daß dieses so gestaltete Plasma in der Nähe der Kegelspitze, also dem der VERSONschen Zelle benachbarten Teile meistens eine etwas dunklere Färbung annimmt.

Der Kern ist immer gut zu erkennen. Er scheint ein festes Gefüge zu haben, da er nicht dem von allen Seiten einwirkenden Drucke der eng zusammengehäuften Spermatogonien nachgibt, sondern seine kugelige oder ovale Form behält. Das Chromatin des Kernes ist gleichmäßig an der Peripherie unmittelbar unter der Kernmembran verteilt in Form feinster Fäden, die auf den Maschen eines den ganzen Kern umspannenden, unregelmäßigen Lininnetzes verstreut liegen. Inmitten des Kernes selbst liegen ein, vielfach auch zwei größere, stark tingierte Gebilde, die besonders nach Färbung mit HEIDENHAINS Hämatoxylin in die Erscheinung treten. Sie werden als Nucleolen bezeichnet. Sie sollen Chromatin enthalten. Diese Vermutung hält FEDERLEY für richtig auf Grund seiner Beobachtung, daß sie gerade im »Ruhestadium« immer am größten und intensivsten gefärbt erscheinen, während die Chromosomen achromatisch sind. »Sobald die letzteren anfangen sich zu färben, wird der Nucleolus heller und man hat den Eindruck, daß er den Farbstoff an die Chromosomen abgibt.« Diese Ansicht, »daß der Nucleolus ein Speicher für die nutritiven Stoffe der Chromosomen, in erster Linie das Chromatin derselben bildet«, ist in neuerer Zeit von mehreren Autoren vertreten worden. Für die Insekten haben es MEVES (1908) für *Vespa*, WILKE für *Hydrometra* nachgewiesen, und FEDERLEY glaubt, daß dasselbe auch bei *Pygaera* der Fall sei. Bei *D. euphorbiae* scheinen die Verhältnisse ähnliche zu sein. Auch hier sind die Nucleolen während des Ruhestadiums am schärfsten differenziert, bei der Vorbereitung zur Teilung beginnen sie zu schwinden, während der Teilung selbst sind sie scheinbar nicht mehr vorhanden. Auf dem auf die Spermatogonien folgenden Wachstumsstadium der Spermatocyten treten die Nucleolen wieder scharf hervor.

Die Vermehrungsteilung der Spermatogonien.

Die Spermatogonien machen mehrere Teilungen zum Zwecke der Vermehrung durch. Der Beginn der Teilung macht sich in einer Gestaltsänderung der Chromosomen bemerkbar. Diese liegen während des Ruhestadiums in feinen Fäden mit unregelmäßiger Oberfläche an der Peripherie des Kernes über dem Kernnetz verteilt. Ob sie untereinander zusammenhängen, also einen einheitlichen Faden bilden, vermochte ich

nicht festzustellen; es hat mehr den Anschein, als seien die Chromosomen voneinander getrennt. Diese langen Chromosomen kontrahieren sich bei der Vorbereitung zur Teilung zu kurzen, glatten Stäbchen. An diesen wollen Toyama und Marg. Cook eine Längsspaltung beobachtet haben. Federley und Dederer vermochten eine solche an den von ihnen untersuchten Objekten nicht zu erkennen. Ebenso ist es mir unmöglich gewesen, eine solche an *D. euph.* zu finden. Allerdings muß ich darauf hinweisen, daß Marg. Cook diesen Befund nur an Ausstrichpräparaten gemacht hat. Ich habe meine Untersuchungen nur an Schnittpräparaten ausgeführt. Vielleicht zeigen diese die Verhältnisse nicht in genügender Weise.

Die kurzen, stäbchen- bis kugelförmigen Chromosomen rücken nunmehr nach dem Zentrum des Kernes. Hier häufen sie sich zunächst unregelmäßig an, ordnen sich aber sehr bald zur Äquatorialplatte an. Trotzdem mehrere Präparate Äquatorialplatten mit sehr scharf unterschiedenen Chromosomen aufwiesen, war es doch nicht möglich, die Zahl derselben mit Bestimmtheit festzustellen. Erschwert wird die Feststellung der Chromosomenzahl dadurch, daß die in der Äquatorialplatte liegenden Chromosomen sich meist schon geteilt haben, so daß ihre Zahl eine beträchtlich höhere wird. Normal sind wohl 28 Chromosomen in der Äquatorialplatte vorhanden. Munson fand an *Papilio rutulus* mit großer Sicherheit 28, Marg. Cook an *Callosamia promethea* 38, Doncaster an *Abraxas grossulariata* 56 Chromosomen. Federley gelangte nicht zu einer exakten Feststellung der Zahl der Chromosomen der Spermatogonien von *Pygaera.* Den Grund dafür erblickt er darin, daß die Chromosomen der Äquatorialplatten zu dicht an- und übereinander liegen. Doch konnte er feststellen, daß ihre Zahl bei *Pygaera pigra* auf über 40 zeigt, und daß bei den Riesenspermatogonien von *P. curtula* ihre Anzahl eine noch höhere ist.

Während sich die Chromosomen in die Äquatorialplatte lagern, verschwindet die Kernmembran. Von zwei winzigen Centrosomen, die vielfach nicht zu erkennen sind, geht eine feine Strahlung aus, die zur Bildung der Spindel führt. Die Spindelfasern greifen an die Chromosomen, die gespalten werden. Jede der so entstehenden Hälften wird zu einem entsprechenden Pole gezogen. Die Metaphase und Telophase der Teilung sind sehr häufig zu beobachten. Wahrscheinlich verlaufen sie ziemlich langsam. Die Pro- und Anaphase, welch letztere typisch tonnenförmig wie bei vielen Insekten gestaltet ist, scheinen schneller durchlaufen zu werden, was sich aus ihrem selteneren Auftreten schließen läßt. Während die geteilten Chromosomen nach den Polen zu wandern beginnen, was übrigens von allen zu gleicher Zeit geschieht, nicht nacheinander, schnürt

sich das Plasma ein und zwar dort, wo eine durch die Äquatorialplatte gelegt gedachte Ebene die Zellgrenzen schneiden würde. Die Einschnürung greift immer tiefer, je mehr die Chromosomen sich ihrem Pole nähern. Auf diese Weise entstehen zwei Tochterspermatogonien. Diese werden noch einige Zeit durch persistierende Stützfasern zusammengehalten. Bis an diese reicht die Einschnürung heran. Es läßt sich weiterhin nicht entscheiden, ob die Trennung der Tochterspermatogonien durch Einwachsen von Zellwänden oder einfach durch weitere Abschnürung erfolgt.

Nach den 5—6 Vermehrungsteilungen treten die Spermatogonien als Spermatocyten in ein neues Stadium über.

Degenerierende Spermatogonien (Taf. III, Fig. 25 a, b, c).

Eine sowohl für die Hoden der Larven als auch die der Puppen und Imagines häufige Erscheinung sind die degenerierenden Spermatogonien. An mit Heidenhains Hämatoxylin tingierten Schnitten fallen sie schon bei schwacher Vergrößerung durch ihre dunkle Färbung auf. Bemerkenswert ist auch ihr auffallender Größenunterschied. Sie sind gegenüber einer normalen Spermatogonie bis noch einmal so groß. In den degenerierenden Spermatogonien verdichtet sich das über die ganze Peripherie des Kernes fein verteilte Chromatin zur Bildung eines oder zweier, selten auch dreier, auffallend großer und gewöhnlich etwas langgestreckter Nucleolen. Diese nehmen begierig Kernfarbstoffe, z. B. Heidehnains Hämatoxylin und Safranin auf. Bei schwacher Färbung erkennt man, daß sie aus einer Masse kleiner Körnchen zusammengesetzt sind. Nach der Bildung dieser Chromatinhäufungen schwindet die Kern-, schließlich auch die Zellmembran. Damit sind diese Spermatogonien endgültig aus dem Cyklus der Spermatogenese ausgeschieden. Das Plasma, das eine körnige Struktur angenommen hat, zerfällt in einzelne Bruchstücke. In diesem Zustande wird es in die Hodenflüssigkeit verstreut und dient hier wahrscheinlich dem Follikelinhalte als Nahrung. Von dieser Degeneration werden auch Spermatocyten ergriffen, die sich schon auf dem Stadium des Wachstums oder dem der Reifung befinden. Roepke (09) fand an Smerinthusarten, daß manche degenerierenden Spermatogonien noch zu einem spermatidenähnlichen Gebilde auswachsen, indem das »Zellplasma sich zu einem langen Schwanzteil verlängert. Immer aber bleibt für diese Stadien das Vorhandensein der Nucleolen charakteristisch. Oft findet man ganze geschlossene Bündel so gebildeter Spermatiden, die an Stelle der Kopfabschnitte Nucleolen tragen, bald mehr an ihrem Ende, bald mehr in ihrer Mitte.« Eine entsprechende Beobachtung vermochte ich an *D. euph.* nicht zu machen. Von der Degeneration wird der ge-

samte Cysteninhalt ergriffen, nicht nur einzelne Spermatogonien, wie dies Voinov (1903) für den Käfer *Cybister* und Tönniges für Myriapoden nachzuweisen vermochten.

Auf eine Beobachtung an *D. euph.* möchte ich im Anschluß an die degenerierenden Spermatogonien hinweisen. Hier finden sich im Hoden der älteren Puppe und der Imago in zwei oder mehreren Hodenfollikeln in nächster Nähe der Ausführgänge dunkel gefärbte, große, schon mit bloßem Auge erkennbare Körper. Sie erweisen sich bei der mikroskopischen Untersuchung als eine Häufung von Körnchen, die je nach der Fixierung und Färbung verschieden scharf differenziert sind. Aus ihrem ganzen Aussehen schließe ich, daß es degenerierte Spermatogonien bzw. Spermatocyten sind, die auf diesem späten Stadium nicht mehr als Nahrungsstoffe benötigt werden. Sie sammeln sich als Reste unverdauter Nahrung an den Ausführgängen an und werden wohl, nach Ausbildung derselben, aus den Hodenfollikeln entfernt.

v. La Valette St. George (1897) beschreibt bei *Bombyx mori* unter den Geschlechtszellen noch winzige, annähernd sphärische Zellchen mit sehr kompaktem kleinen Kern und mit Eosin oder Orange G sehr intensiv färbbarem Plasma. Auch Kopeć fand bei *Lymantria dispar* ähnliche Gebilde. Ob es sich hier um Zerfallsprodukte von Spermatogonien handelt, läßt sich nach den Mitteilungen und beigegebenen Zeichnungen nicht ohne weiteres feststellen. Mir will es scheinen, als seien diese von Valette und Kopeć beschriebenen »Zellchen« die Kerne der degenerierten Spermatogonien. Der Kern dieser Zellchen ist der Nucleolus.

Die Cystenbildung.

Die Keimzellen sind von den Spermatogonien an bis hinauf zu den Spermatozoen in einer gewissen Anzahl zu Zellkugeln bzw. -bündeln durch eine Cystenhülle vereinigt. Innerhalb dieser machen sie eine gleichmäßige Entwicklung durch. Diese Cystenhülle besteht aus einer geringen Zahl von Zellen mit kleinem, chromatinreichen Kern und zähem Plasma, das zu einer dünnen Membran ausgezogen ist. Nur an den Stellen, an denen sich Cystenkerne befinden, macht sich eine Verstärkung desselben bemerkbar. Die Cystenhülle paßt sich den Veränderungen der in ihr liegenden Keimzellen an. Sie streckt sich bei beginnender Spermatidenbildung in die Länge, um allmählich zu einem langen, röhrenförmigen Gebilde, in das die reifenden Spermatozoen gelagert sind, auszuwachsen. Auf diesem Stadium wächst der Kern der den Spermatidenköpfen vorgelagerten Cystenhüllzelle zu besonderer Stärke heran. Diese Kopfzelle hat wahrscheinlich ausschließlich ernährende Funktion, da die Sperma-

tozoen mit ihren Spitzenstücken in ihr reiches Plasma gelagert sind. Die übrigen Kerne der Hüllzellen werden sehr unscheinbar, auch strecken sie sich noch mehr in die Länge. Dadurch erhält die die Spermatozoenbündel umgebende Hülle eine glatte Oberfläche, was ein leichtes Durchgleiten durch die Ausführgänge ermöglicht.

Nach den Befunden an *D. euph.* nehme ich an, daß die Cystenhüllzellen von einer modifizierten Spermatogonie herstammen. Diese Ansicht deckt sich mit der von v. La Valette St. George, Gilson, De Bruyne, Grünberg und Zick. Auch sie halten ohne Unterschied Keimzellen und Cystenzellen für genetisch gleichwertige Gebilde, die nur nach zwei verschiedenen Richtungen modifiziert sind. In unmittelbarer Nähe der Apicalzelle sind die Keim- und Cystenzellen noch nicht zu unterscheiden. Erst wenn sie sich etwas von der Versonschen Zelle entfernt haben, hellen sich einige Zellen etwas auf. Diese werden zu Cystenzellen. Es ist vermutet worden, daß verschieden reichliche Ernährung seitens der Apicalzelle die Ursache sei. Ein besonders günstiges Präparat veranlaßt Zick, sich der Vermutung anzuschließen, daß der Grad der Ernährung für das Schicksal der Urkeimzellen entscheidend ist.

Ganz anderer Meinung über die Herkunft der Cystenhüllzellen sind Toyama und Munson. Toyama hält sie für modifizierte Follikelzellen, die zum Zwecke der Cystenbildung sich aus ihrem Verbande lösen, ins Hodeninnere treten und sich hier mit einer Spermatogonie vereinigen, um dann in engster Verbindung mit dieser zur Cystenhülle auszuwachsen.

Auf Munsons Ansicht der Cystenzellherkunft hatte ich schon Gelegenheit hinzuweisen. Er hält die dem Plasma der Apicalzelle eingelagerten Gebilde für Zellen, die er als »cortical cells« bezeichnet. Sie treten aus der Apicalzelle heraus, lagern sich an die Peripherie einer Spermatogonie und liefern die zukünftige Cystenhülle. Daß sie meist nicht gesehen werden, erklärt er durch ihre geringe Größe und ihren Widerstand den meisten Farben gegenüber. Bei der Teilung der Spermatogonien teilt sich auch die Cystenzelle und zwar typisch mitotisch. Diese Teilung vermag er aber nur auf den ersten Stadien zu erkennen. Ob sich die Cystenhüllzellen bei *D. euph.* auch typisch mitotisch teilen, läßt sich nicht feststellen. Dazu ist der Unterschied im Aussehen ein viel zu geringer. Sich teilende Zellen weisen überhaupt keinen solchen auf. Die Beobachtung, daß keine Zelle in der Cyste während der Teilung in ihrem Aussehen erhalten bleibt, läßt den Schluß zu, daß auch die Cystenzelle sich teilt. Eine Teilung muß auch eintreten, da die Cystenhülle der Cytocysten aus 5 bis 8 Einzelzellen besteht, deren Zahl sich weiterhin nicht mehr vermehrt.

Erwähnen möchte ich bei dieser Gelegenheit, daß frühere Forscher,

wie Bessels u. a., diese Cystenhüllzellen für die Mutterzellen gehalten haben, die durch endogene Zellvermehrung den in ihnen enthaltenen, zusammenhängenden Spermatogonien den Ursprung gegeben haben soll.

V. Die Spermatocyten.

a) Die Synapsis.

Nachdem die Spermatogonien sich zum letzten Male geteilt haben, treten sie als Spermatocyten in das Stadium der Synapsis über.

Die aus der letzten Spermatogonienteilung resultierenden jungen Spermatocyten, die etwas kleiner als die älteren Spermatogonien sind, haben ihre Chromosomen zunächst kompakt zusammengehäuft. Mit der Bildung einer Kernmembran erfolgt eine Verteilung des Chromatins (in ähnlicher Weise wie bei den im Ruhestadium befindlichen Spermatogonien): es wird in feinen Fäden unregelmäßig über das Lininnetz verteilt. Bald wandert es in die auf diesen Fäden verteilten Chromosomen, die dadurch sichtbar werden. Während dieser Verteilung des Chromatins in die Chromosomen beginnt der Kerninhalt sich auf eine Stelle des Kernes zu konzentrieren, gewöhnlich an der der Cystenwand gegenüberliegenden Kernseite. Die Kontraktion schreitet ziemlich schnell fort. Sie erstreckt sich bald auf den gesamten Kerninhalt, der sich nach der erwähnten Kernseite begibt, so daß der Anschein hervorgerufen wird, als entstände am anderen Pole eine Vacuole. Aus dem entstandenen Gewirr tritt oftmals ein Nucleolus hervor, der mit glatter Oberfläche versehen und meist kugelig oder leicht gestreckt ist. Dieses Stadium der Konzentration des Chromatins an einem Kernpole wird als die Synapsis bezeichnet (Taf. III, Fig. 26/28). Auf diesem Stadium sollen, wie verschiedene Forscher an mehreren Insekten beobachten konnten, die Chromosomen zu einem einheitlichen Faden zusammentreten, so daß schließlich ein typischer Knäuel entsteht, der von Mc. Clung und Marg. Cook als »Synizesis«, von Wilson als »Kontraktionsstadium« bezeichnet wird. Bei *D. euph.* ist es infolge der großen Zahl und den vielen Hin- und Herwindungen der Chromosomen sehr schwierig, festzustellen, ob sie zu einem einheitlichen Faden zusammengetreten sind. Auch erscheint die Stelle des größten Gewirres vielfach verklumpt. Bei stark entfärbten Präparaten vermag man längere Chromatinschlingen zu erkennen. Die Annahme dürfte nach den Beobachtungen nicht ganz unberechtigt sein, daß die Chromosomen ein einheitliches Spirem bilden. Marg. Cook vermag an Schnitten der von ihr untersuchten Lepidopterenhoden in bezug auf die Frage der Spirembildung keine bestimmte Antwort zu geben; denn »as the looping proceeds, the chromatin mass stains more deeply until it is impossible in

ordinary preparations to make out anything of the spireme arrangement«. »Smear preparations«, die durch eine etwas schwächere Färbung besser erkennbare Bilder ergeben, gestatten ihr, ein zusammenhängendes Spirem zu verfolgen, an dem sie sogar einen Längsspalt zu erkennen vermag.

Bei anderen Lepidopteren scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen wie bei *D. euph.*, wie Cook, Dederer, Doncaster und Federley nach Befunden an den von ihnen untersuchten Arten bekunden. Nur Munsons Auffassung des Vorganges weicht erheblich ab. Er beschreibt als Synapsis ein Stadium vor der letzten Spermatogonienteilung. Die Synapsis während der Wachstumsperiode bezeichnet er als »Kontraktionsstadium«, auf welchem sich der Spiremfaden an dem einen Pole des Kernes zusammenzieht. Diese Darstellung Munsons ließe auf eine doppelte Synapsis schließen. Die Auffassung Munsons ist wohl ein Irrtum. Marg. Cook, die besonders auf die Synapsis bei ihrer speziellen Untersuchung geachtet hat, konnte an ihrem Material ebensowenig wie ich an *D. euph.* etwas den Befunden Munsons Entsprechendes finden.

Nach einiger Zeit des Bestehens des Chromatinknäuels lockert sich dieses. Der Chromatinfaden, falls ein solcher gebildet wurde, bricht in einzelnen Chromosomen auf, wenigstens werden jetzt die freien Enden allmählich deutlich sichtbar. Die Chromosomen kontrahieren sich ein wenig, so daß sie immer klarer hervortreten. Währenddem verteilen sie sich über den ganzen Kern. Ihre Zahl läßt sich nicht angeben, da sie noch zu lang sind, wodurch es unmöglich wird, in das Gewirr einige Ordnung zu bringen. Mit dieser Verteilung des Chromatins auf den ganzen Kern endet das Stadium der Synapsis und die Spermatocyten treten in die eigentliche Wachstumsperiode ein.

b) Die Wachstumsperiode.

Beim Beginne dieser Periode gehen innerhalb der Cyste wichtige Veränderungen vor. Die bisher beschriebenen Spermatogonien und Spermatocyten auf dem Synapsisstadium sind unregelmäßig innerhalb einer Cyste verteilt. Nach der Synapsis rücken die Spermatocyten an die Peripherie der Cyste. Im Innern entsteht auf diese Weise ein Hohlraum. Munson vergleicht diese Lageänderung zutreffend mit der Verwandlung der Morula in die Blastula. Die Spermatocyten schmiegen sich eng der Cystenwand an, bis sie dieser mit breiter Basis ansitzen. Infolge des rapiden Wachstums vor allem des Plasmas der Keimzellen üben sie einen starken, gegenseitigen Druck aufeinander aus. Durch diesen verlängert sich das Plasma in radiärer Richtung, so daß die Spermatocyten schließlich eine schwach konische Gestalt annehmen. Diese Lagerung der Keim-

zellen in den Cytocysten ist für ihre Ernährung von besonderer Wichtigkeit. Mit Hilfe der breiten Basis, mit der sie der Cystenhülle ansitzen, wird eine leichtere und intensivere Aufnahme der Nahrung von den Cystenzellen her ermöglicht. Dies ist auf dem Stadium des stärksten Wachstums auch vor allem notwendig. In der Hauptsache scheinen Nährstoffe aufgenommen zu werden, die besonders für die Bildung neuen Plasmas geeignet sind. Dieses erfährt gerade in dieser Periode eine verhältnismäßig starke Vermehrung, während der Kern dem Plasma gegenüber nicht ein so rapides Wachstum aufzuweisen vermag.

Bei der Größenzunahme der Spermatocyten machen sich in der Konstruktion der Chromosomen weniger bedeutsame Veränderungen geltend. Sie machen ein neues Ruhestadium durch. Die aus dem Knäuelstadium heraus differenzierten, langen, chromatinreichen Chromosomen geben allmählich ihr Chromatin an einen Nucleolus ab, der sich auffallend stark in dieser Periode vergrößert. Auf dem Lininnetz des Kernes bleiben nur vereinzelte Chromatinbrocken zurück. Durch die Abgabe des Chromatins an den Nucleolus erscheinen die Kerne sehr hell. Es sind auffallend viele solcher Spermatocyten mit hellem Kern und einem oder zwei großen, dunkel gefärbten Nucleolen vorhanden. Dies läßt den Schluß zu, daß diese Wachstumsperiode und das damit verbundene Ruhestadium des Chromatins längere Zeit anhält.

Nachdem die Spermatocyten zu entsprechender Größe herangewachsen sind, bereiten sie sich zu einem neuen, die Reifungsteilungen vorbereitenden Schritte vor, für

c) die Konjugation der Chromosomen.

Der Nucleolus beginnt das aufgespeicherte Chromatin an die Chromosomen abzugeben, die wieder deutlich hervortreten. Zunächst zeigen sie eine rauhe Oberfläche; je mehr Chromatin sie aber vom Nucleolus erhalten, um so praller werden sie, bis schließlich ihre Oberfläche glatt gespannt erscheint. Auch haben sie sich mit der Zeit etwas verkürzt. In dieser Gestalt sind sie wieder gut erkennbar. Der Nucleolus ist indessen mehr und mehr infolge der starken Chromatinabgabe geschwunden. Vielfach ist er nur noch als ein blasser Körper zu erkennen, der schließlich ganz zu schwinden scheint.

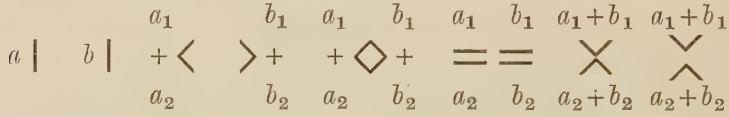
Auf diesem erreichten Stadium findet bei *D. euph.* die den Cytologen besonders interessierende, bei der Insektenspermatogenese in verschiedenster Weise interpretierte Konjugation der Chromosomen statt.

In einer Spermatocyte sind bis zu 28 Chromosomen vorhanden. Diese Chromosomen, die trotz der erfolgten Kontraktion immerhin noch

eine beträchtliche Länge besitzen, biegen sich zu einem hakenförmigen Gebilde um. Diese V-artig gestalteten Chromosomen bilden bald darauf ringförmige Figuren im Kern. Ihr Aussehen läßt auf einen doppelten Ursprung schließen. Einmal ist es möglich, daß je zwei solcher V-förmiger Chromosomen mit ihren freien Enden zusammentreten oder daß zum anderen die V-förmigen Chromosomen in der Längsachse aufspalten, die beiden Hälften sich voneinander entfernen und nur die freien Enden der beiden Schenkel im Zusammenhange bleiben. Für *D. euph.* ist die erste Annahme die richtige. Hier lassen die Spermatocyten bis 14 solcher Ringe erkennen. Diese kommen dadurch zustande, daß je zwei der gebogenen Chromosomen sich mit ihren freien Schenkeln aneinanderlegen. Gegen die zweite Annahme spricht die Tatsache, daß nur höchstens 14 Chromatinringe vorhanden sind, es müßten doch nach der zweiten Annahme entsprechend den 28 gespaltenen Chromosomen auch 28 Ringe erscheinen.

Die Chromosomen kontrahieren sich nun. Dadurch rücken die Schenkel der V-förmigen gebogenen Chromosomen mehr und mehr aneinander. Die Kontraktion schreitet immer weiter. Schließlich treffen die beiden Ringhälften aufeinander. Hierbei brechen wahrscheinlich die gebogenen Chromosomen auseinander und je die Hälfte des geteilten Chromosoms verbindet sich mit der Hälfte des andern. Die durch die Aufbrechung entstandenen Chromosomenenden rücken etwas auseinander, so daß, da die ursprünglich freien Enden eng aneinander geschmiegt liegen, das Bild einer typischen Tetrade entsteht. Diese spaltet sich bald in zwei Hälften, deren jede eine hantelförmig gestaltete, bivalente Dyade ergibt.

Dieser Vorgang läßt sich am besten folgendermaßen veranschaulichen:



Die gestreckten Chromosomen a und b biegen sich zu V-förmigen Gebilden um, deren Schenkel als a_1 und a_2 bzw. b_1 und b_2 zu bezeichnen sind. $a_1\ a_2$ und $b_1\ b_2$ legen sich mit ihren freien Enden aneinander. Durch die Kontraktion der Chromosomen rücken a_1 und b_1 an a_2 und b_2. a und b brechen dann in a_1 und a_2 bzw. b_1 und b_2 auf und bilden die Tetrade $a_1 + b_1$ und $a_2 + b_2$. Diese Tetrade bricht in zwei bivalente Dyaden auf.

Diese eben geschilderten Stadien sind nur selten zu finden. Sie verlaufen wahrscheinlich sehr schnell.

Die Konjugation der Chromosomen der Schmetterlingsspermatocyten ist von den verschiedenen Forschern in der verschiedensten Weise ausgelegt worden. Nach Federley treten bei *Pygaera* je zwei Chromosomen

zu V-förmigen Figuren zusammen. Von einer Ringbildung erwähnt er nichts. Die Tetraden deutet er als »zufällig aufeinanderliegende konjugierende Chromosomenpaare«.

Marg. Cook beobachtet, daß die im Spirem abgeschnürten, längsgespaltenen, körnchenförmigen Chromatinsegmente sich ringförmig öffnen, bald aber sich kontrahieren und kleinere, dicke Ringe bilden, bis durch fortgesetztes Verdicken der Längsspalt fast oder gänzlich schwindet. Aus diesen Ringen bilden sich hantelförmige Dyaden oder Tetraden, an welchen beiden sie die Längs- und Querflächen der Teilung deutlich herauszufinden meint.

Am eigenartigsten, zugleich auch am unwahrscheinlichsten ist die Auffassung Munsons. Nach ihm zieht sich bei *Papilio rutulus* der Spiremfaden zu einem Knäuel an einem Pole des Kernes während des »Kontraktionsstadiums« zusammen und schnürt sich hier zu einer Kette von 28 Einzelchromosomen ab. Diese Kette biegt dann zweimal nacheinander um und beide Schenkel legen sich aneinander, so daß erst eine doppelte Kette von 14 Dyaden und dann eine vierfache von 7 Tetraden entsteht. Die Bildung dieser letzteren ist »a temporary conjugation of chromosomes in which there may be an exchange of constituent granules or ids«. Diese 7 Tetraden persistieren nur kurze Zeit. Bald zerfallen sie in 14 Dyaden, die ebenfalls von nur kurzer Dauer sein können, da in der Metaphase der ersten Reifungsteilung, die bald diesem Stadium folgt, wieder 28 Chromosomen vorhanden sind.

Von längerer Dauer als diese vorbereitenden Vorgänge der Synapsis und der Chromosomenkonjugation sind die Reifungsteilungen.

Man findet in dem reifen Follikel der späten Puppenperiode gewöhnlich eine ganze Anzahl von Cysten, deren Inhalt sich auf diesem Stadium befindet.

d) Die 1. Reifungsteilung.

a) In der Prophase der 1. Reifungsteilung sind die Chromosomen, deren Hantelform leicht ihre Bivalenz zu erkennen gibt, gleichmäßig über die ganze Kernoberfläche verteilt (Taf. IV, Fig. 40). Im Plasma wird der Beginn der Spindelbildung sichtbar. Die Chromosomen fangen an, sich einseitig im Kern zu konzentrieren. Die Kernmembran beginnt zu schwinden. Wie Meves (1900) feststellen konnte, geht bei Lepidopteren die Spindel in »ihrem äquatorialen Teile aus dem Kern, in den polaren Teilen aus der Zellsubstanz« hervor (Taf. IV, Fig. 41, 42, 43).

b) Metaphase. Bald begeben sich die Chromosomen in den Äquator der Spindel. Hier lagern sie sich in geordneter Weise zur Äquatorialplatte

an, die von den beiden deutlich sichtbaren Centrosomen gleichweit entfernt ist. An jedes Chromosom greift von jeder Seite her eine Spindelfaser an. Außerdem verlaufen mehrere Fasern von dem einen Pole ausgehend zwischen den Chromosomen hindurch nach dem Gegenpol. Sie stellen Stützfasern dar, die bei der folgenden Teilung der Chromosomen den Zugfasern den nötigen Gegenhalt gewähren. Die Lagerung der Chromosomen in die Äquatorialplatte ist von längerer Dauer, da sich ziemlich viel dieser Stadien in einem Hoden finden. Die sehr genaue Einordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte ermöglicht eine exakte Feststellung der Chromosomenzahl. Selbst die Lininfäden, die einige Unklarheit hineinbringen könnten, fehlen. Dederer will sie allerdings an *Philosamia cynthia* beobachtet haben. Bei *D. euph.* beträgt die Chromosomenzahl 28. Trotzdem, daß sehr oft weniger Chromosomen gezählt wurden, einige Male allerdings auch 29, möchte ich doch 28 als die normale Chromosomenzahl bei *D. euph.* halten. Platner hat (1889) für dasselbe Objekt 30 Chromosomen festgestellt (Taf. IV, Fig. 44—47).

Die Zahl der Chromosomen schwankt bei den verschiedenen Lepidopteren. Doch hält sich die Schwankung innerhalb geringer Grenzen. Es vermochten Henking (1890) an *Pieris napi* 25, an *Pieris brassicae* 14 bis 15 (?), Munson an *Pap. rut.* 28, Marg. Cook an *Callosamia* 19, an *Telea polyphemus* 30, an *Automeris* 31, an *Acronycta* 29, Doncaster an *Abraxas* 28, Federley an *Pygaera anachoreta* 30, manchmal auch 31, an *P. pigra* 23, an *P. curtula* 29 und Seiler an *Phragmatobia* 28 festzustellen.

An diesen Äquatorialplatten kann man besonders gut Gestalt- und Größenunterschiede der Chromosomen feststellen. In Fig. 46, Taf. IV, eine Äquatorialplatte mit 29 Chromosomen darstellend, sind sie der Größe nach zu Paaren geordnet.

Sehr oft kommen die Äquatorialplatten auch von der Seite zur Ansicht. Dabei kann man an der Hantelform deutlich die Bivalenz der Chromosomen erkennen.

c) Anaphase. Bald kommt es zu einer Trennung der Chromosomen in ihre Komponenten. Jede Hälfte bewegt sich nach ihrem entsprechenden Pole. Munson findet, daß die Chromosomen der Äquatorialplatte fast kugelig sind. Darum meint er, »is it absurd to speak of a longitudinal or a transverse splitting of these chromosomes«. Marg. Cook betont im Gegensatz dazu, daß die erste Reifungsteilung eine deutliche Transversalteilung, die zweite eine typische Longitudinalteilung sei. — Bei der Wanderung der Chromosomen nach den Polen wandern einige etwas schneller als die anderen, ohne daß diese Erscheinung eine besondere Bedeutung hat. Die Chromosomen erreichen bald ihren Pol. Hier häufen sie sich dicht

gedrängt nebeneinander, doch immer in einer gewissen Entfernung vom Centrosom. Bei der Teilung werden die 28 bivalenten Dyaden in 28 univalente Chromosomen geteilt. Die erste Reifungsteilung ist darum als Äquationsteilung aufzufassen (Taf. IV, Fig. 48, 49, 50).

c) Telophase. Die in die Nähe der Centrosomen gewanderten Chromosomen umgeben sich bald mit einer neuen Kernmembran. Das Plasma zieht sich um den Äquator herum zusammen. Die Zellwand schnürt sich ein und führt so allmählich die Bildung zweier Zellen herbei. Die abschnürenden Zellwände treffen in der Mitte auf die lange persistierenden Stützfasern der Spindel (Taf. IV, Fig. 51, 52, 53).

e) Die 2. Reifungsteilung.

Die nunmehr entstandenen Spermatocyten zweiter Ordnung bereiten sich sofort auf die zweite Reifungsteilung vor. Sie machen kein besonderes Ruhestadium durch. Daß die Zeit zwischen der 1. und 2. Reifungsteilung keine lange ist, erkennt man besonders daran, daß sich vielfach die Centrosomen schon teilen, während noch die Tochterspermatocyten der ersten Reifungsteilung im Zusammenhange stehen. Die Chromosomen verteilen sich wieder über den ganzen Kern, der in den Spermatocyten zweiter Ordnung etwas kleiner ist, als in denen erster Ordnung. In der Prophase konzentrieren sie sich einseitig im Kern, um sich während der Metaphase in die Äquatorialplatte einzuordnen. Die von den an die Zellpole gerückten Centrosomen ausgehende Strahlung greift an die Chromosomen, die in derselben Zahl vorhanden sind, wie in den Äquatorialplatten der ersten Reifungsteilung. Eine so exakte Einordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte wie bei der ersten Reifungsteilung ist bei der zweiten nicht der Fall. In der Anaphase kommt es zu einer Teilung der Chromosomen. Je die Hälfte der Chromosomen wird auf eine Tochterzelle übertragen. Die zweite Reifungsteilung ist also als die eigentliche Reduktionsteilung anzusprechen. Hier wird die diploide Chromosomenzahl auf die haploide reduziert. Die Chromosomen wandern nun auf den Spindelfasern hin an ihren entsprechenden Pol. Doch beginnen die Chromosomen nicht sämtlich zu gleicher Zeit mit dieser Wanderung, sondern eins schließt sich ans andere an, so daß schließlich die Chromosomen auf die Spindelfasern in ihrer ganzen Länge verteilt erscheinen. Man kann nicht besonders viele solcher Figuren wahrnehmen. Wahrscheinlich geht dieser Teilungsprozeß ziemlich schnell vor sich (Taf. V, Fig. 54—57).

In der Nähe des Centrosoms sammeln sich die Chromosomen. Sie bleiben fürs erste jedes einzelne in seiner Form erhalten, wie man, trotzdem daß sie dicht gedrängt liegen, ganz deutlich erkennen kann. Bald

umgeben sie sich mit einer Kernmembran. Das Chromatin beginnt sich gleichmäßig über den Kern zu verteilen. Nach dieser Teilung treten die Keimzellen in ein neues Stadium über, in das Stadium der Umwandlung zum Spermatozoon (Taf. V, Fig. 58).

Toyama und Munson nehmen an, daß bei der zweiten Reifungsteilung keine Teilung der Chromosomen stattfindet, sondern ein Sortieren und zwar in der Weise, daß die eine Hälfte der ursprünglichen Chromosomenzahl nach dem einen Pole, die andere nach dem anderen Pole gezogen wird. Diese Teilung fassen beide als Reduktionsteilung auf. Federley will die zweite Teilung als Querteilung auffassen. Dennoch scheint es ihm »wahrscheinlicher, daß es sich um eine Äquationsteilung handelt. Andere Beweise für die Auffassung, als daß die erste Teilung eine Reduktionsteilung ist, kann ich nicht erbringen.« Nach M. Cook verläuft die zweite Reifungsteilung bei *Callosamia promethea* longitudinal und »may be traced back to the longitudinal split of the spireme«.

Die durch die zweite Reifungsteilung entstandenen Spermatiden bleiben noch lange miteinander durch Verbindungsfasern im Zusammenhange.

f) Zur Frage des Heterochromosoms.

Trotz eingehendster Beobachtungen der Reifungsteilungen, insbesondere der Äquatorialplatten gelang es mir nicht, an *D. euph.* einen Dimorphismus der Keimzellen in bezug auf ihren Chromatingehalt festzustellen, wie es z. B. in vorzüglicher Weise an *Locusta viridissima* und vielen anderen Insekten möglich ist. In einigen Äquatorialplatten beobachtete ich ja ein 29. Chromosom, das vor allem durch seine geringe Größe auffiel. Dies dürfte aber wohl kaum als ein Heterochromosom anzusprechen sein.

Verschiedene Forscher wollen ein Heterochromosom bei Lepidopteren gefunden haben. Doch liegen bisher nur wenige, unsichere Angaben vor. Recht fraglich erscheint mir die Behauptung Mc. Clungs (1901): »I have personally observed it[1]) in the *Orthoptera*, *Hemiptera*, *Neuroptera*, *Coleoptera* and *Lepidoptera*, so that I do not question, that it is a constant element in the male germ of all insects«. Für *D. euph.* ♂ konnte ich keins feststellen und auch andere Beobachter berichten nichts über die Beobachtung eines solchen in ♂ Sexualzellen. Ja, in neuester Zeit haben theoretische Erwägungen zu dem Ergebnis geführt, daß, wenn überhaupt ein accessorisches Chromosom bei den Lepidopteren vorhanden sei, dies

[1]) = ein accessorisches Chromosom.

im Chromosomenbestande des Eies enthalten sein müsse. Auf Grund dieses Ergebnisses der Mendelschen Erblichkeitsforschung, das »im Gegensatz steht zu der Tatsache, daß alle cytologisch einwandfrei nachgewiesenen Geschlechtschromosomen sich im ♂ Geschlechte finden«, hat es Seiler unternommen, diese Annahme cytologisch auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen. In den Äquatorialplatten der Reifungsteilungen der Spermatocyten finden sich 28 Chromosomen. Eine ungleiche Verteilung des Chromatins vermag er bei beiden Spermatocytenteilungen nicht wahrzunehmen. Wohl aber bei der Eireifung. Hier zeigt die Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung 28 Chromosomen. An den Tochterplatten vermag er in der einen 28, in der anderen 29 Chromosomen zu finden. Dies 29. Chromosom der einen Tochterplatte hält er für das X-Chromosom, das sich während der Eireifung von dem großen Autosom abspaltet, im Hoden sich dagegen während der Samenreifung nie loslöst. Diese Erscheinung genügt ihm für die »Festlegung der Tatsache, daß *Phragmatobia fuliginosa* in bezug auf den Heterochromosomenbestand zweierlei Eier besitzt«. Damit hält er auch die von der Erblichkeitsforschung geforderte Digametie bei weiblichen Schmetterlingen wenigstens für einen Fall nachgewiesen.

Von Heterochromosomen im Hoden von Lepidopteren berichten Stevens (1906), der sie bei *Cacoecia cerasivorana* und *Vanessa antiopa* als ein Paar gleichgroßer Idiochromosomen beschreibt. Ähnlich liegen nach Dederer (1907) die Verhältnisse bei *Philosamia cynthia*, nach Marg. Cook (1910) auch bei *Callosamia promethea* und den anderen von ihr untersuchten Arten, und nach Doncaster (1910) bei *Abraxas grossulariata*. Diese Forscher finden bei ihren Objekten nach der Synapsis einen sphäroidischen, dunkelgefärbten Körper in dem schwach gefärbten Nucleus vor, gewöhnlich excentrisch gelegen. Wie sie an verschiedenen Zellen beobachten konnten, teilt sich dieser Körper, so daß er dann in der Zweizahl vorhanden ist. Die Teilung kann auch unvollständig sein; dann nimmt der Körper nur hantelförmige Gestalt an. Die erwähnten Forscher konnten keine ungleiche Verteilung des Chromosomenmaterials bei beiden Reifungsteilungen, darum auch keinen Dimorphismus der Spermatozoen feststellen. Sie sprechen darum auch dieses Gebilde nicht als ein accessorisches Chromosom im Sinne Mc. Clungs an, sondern als ein gleiches Paar von Idiochromosomen im Sinne Wilsons.

Bei *D. euph* ist, wie ausgeführt, während der Wachstumsperiode das Chromatin in einem Nucleolus aufgespeichert. Dieser verschwindet während der darauffolgenden Konjugation vollständig, ohne wieder aufzutreten. Falls in ihm ein solches Paar von Idiochromosomen wäre,

müßte dieses doch wenigstens bei der Chromatinabgabe übrig bleiben. Dies ist aber bei *D. euph.* nicht der Fall.

Mir erscheint die Annahme, daß die Idiochromosomen selbständige Gebilde seien, nach den Befunden an *D. euph.* beurteilt, als recht gewagt; ebenso gewagt erscheint mir die Annahme, daß sie in ebensolcher Beziehung zur Geschlechtsbestimmung stehen wie das ungleiche accessorische Chromosom.

B. Die Samenbildung.

Die Spermatide.

Im ersten Teile hatte ich Gelegenheit genommen, das wichtige und interessante Verhalten der chromatischen Substanz von den Spermatogonien bis zur letzten Reifungsteilung zu verfolgen. Im folgenden Teile will ich auf die Spermatogenese im engeren Sinne eingehen, auf die Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon. Dabei werde ich zugleich auch die Plasmabestandteile mit behandeln und zwar auch im Rückblick bis auf die Spermatogonien.

1) Das Verhalten der chromatischen Substanz.

Nach den Reifungsteilungen treten die Keimzellen als Spermatiden in ein neues Stadium ein. Dies macht sich fürs erste durch eine Umgestaltung der gesamten Cyste bemerkbar. In der Cytocyste liegen die Spermatocyten regelmäßig an der ganzen Peripherie der Cyste verteilt. Beim Beginne der Spermatidenbildung treten eine Anzahl der jungen Spermatiden in den Hohlraum der Cyste, regellos in derselben liegend. Dieser Zustand hält nicht lange an. Er bildet nur den Übergang zu einer völligen Umlagerung der Keimzellen in der Cyste. Die Spermatiden, die inzwischen schon eine etwas längliche Gestalt angenommen haben, lagern sich so, daß sie ihr dickeres, den Kern enthaltendes Ende der einen und ihr schmäleres, den zukünftigen Schwanz ergebendes Ende der entgegengesetzten Seite der Cyste zukehren. Diese Umlagerung ruft in den Cystenzellen eine intensive Veränderung hervor, auf die hinzuweisen ich schon Gelegenheit hatte.

Der Kern.

Die bei der zweiten Reifungsteilung in die Spermatiden verteilten Chromosomen lagern sich unweit des Centrosoms zu einem Haufen, der sich bald mit einer Kernmembran umgibt. Das Chromatin verteilt sich sehr bald darin, so daß ein bläschenförmiger Kern entsteht, der an dem vorderen, verdickten Ende der Spermatide, in der Nähe der Cystenwand gelegen ist. Auffällig ist die verhältnismäßig gering erscheinende Masse

des Chromatins, das fein verteilt ist. Mit fortschreitender Entwicklung beginnt das Chromatin sich einseitig an einer Seite des Kernes anzusammeln und zwar an der Kernwand, die gegen den sich bildenden Schwanzfaden hin gerichtet ist. Bald legt sich das Chromatin, das inzwischen zu einem einheitlichen Körper verklumpt ist, breit dieser bezeichneten Kernwand an und höhlt sich, von innen gesehen, schüsselförmig aus, oder auch, es nimmt die Gestalt einer Kugelkappe an. Auf manchen Schnitten kommt darum manchmal eine mondsichelförmige Gestaltung des Chromatins zur Ansicht. Nach einiger Zeit ballt es sich völlig zusammen, bis schließlich eine kugelförmige Masse von verhältnismäßig geringer Größe entstanden ist. Die Chromatinkugel hat eine glatte Oberfläche. An der Masse selbst eine Segmentierung wahrzunehmen, ist unmöglich. Die Kernmembran, an deren dem Schwanzteil zugekehrten Seite die Chromatinmasse sitzt, bleibt in ihrer Größe erhalten, so daß es den Anschein hat, als umspanne sie außer dem Chromatin auch eine große Vacuole (Taf. V, Fig. 59—69).

2) Der Nebenkern oder Mitochondrienkörper.

In den Spermatiden tritt in der Zellstruktur eine besonders auffällige Erscheinung auf. Hier zeigt sich neben dem Chromatinkern noch ein scharf tingiertes Gebilde von bedeutender Größe und starkem cytoplasmatischen Färbvermögen: Der Nebenkern oder der Mitochondrienkörper. Selbst an der ungefärbten Spermatide kann er deutlich wahrgenommen werden, besonders auf dem mittleren Spermatidenstadium. In seiner Größe übertrifft er bei weitem den Kern. v. La Valette St. George beschrieb ihn 1867 unter dem Namen »Nebenkern« als einen neben dem Kern liegenden, mehr oder weniger glänzenden Körper. Den Ursprung führt er auf die schon in den Spermatogonien sichtbaren »Cytomitosomen« zurück, Gebilde, die später von Benda bei verschiedenen Tierarten als »Mitochondrien« bezeichnet wurden. Diese Bezeichnung ist die jetzt allgemein für dieses eigenartige Zellelement gebräuchliche.

Die Mitochondrien kann man bei *D. euph.* bis auf die Spermatocyten erster Ordnung zurückverfolgen bis in die Wachstumsperiode hinein. Hier finden sich die Mitochondrien um den Kern herum gelagert, gewöhnlich an der der Cystenwand zugekehrten Zellbasis stärker angehäuft. Sie erweisen sich als längere, gestreckte, vielfach auch gewundene Fäden. Diese kontrahieren sich mit fortschreitender Entwicklung der Spermatocyten. Am Beginne der ersten Reifungsteilung haben sie Bläschenform angenommen, von der Meves feststellen konnte, daß ihr heller Inhalt von einer dunkel gefärbten Membran umgeben wird (Taf. III—V, Fig. 30—58).

Während der Teilung geben sie ihre Bläschenform auf und strecken sich in die Länge. Dabei treten wahrscheinlich die einzelnen Mitochondrien in direkte Verbindung miteinander. Mit fortschreitender Teilung strecken sich auch die Mitochondrien mehr und mehr, bis sie schließlich zu feinen Fäden ausgespannt erscheinen. In diesem Zustande wandert der helle Inhalt der Mitochondrien an die Enden der Fäden bis in unmittelbare Nähe des Chromatins, das nunmehr nach der Teilung in die Nachbarschaft des Centrosoms gelangt ist. Hier häuft sich der helle Inhalt an. Vielfach fließt er zu größeren Bläschen zusammen, so daß die Enden stark aufgetrieben erscheinen. Die dunkle Schalensubstanz, die sich parallel den Spindelfasern gelagert hat, bildet nach längerer Zeit den Zusammenhalt der entstandenen Tochterspermatocyten. Schließlich begibt sie sich ganz in die Spermatocyte zweiter Ordnung Hier bilden sie sich wieder zu ähnlich geformten Mitochondrien um, wie in den Spermatocyten erster Ordnung. In der zweiten Reifungsteilung verhalten sich die Mitochondrien ganz entsprechend wie während der ersten Reifungsteilung.

Nach der zweiten Reifungsteilung bilden sich die Mitochondrien nicht mehr zu den bläschenförmigen Gebilden zurück. Die resultierenden Spermatiden bleiben noch längere Zeit im Zusammenhange und zwar durch Spindelfasern und durch die fädige Schalensubstanz der Mitochondrien (Taf. IV—V, Fig. 50—53, 56—58).

Die helle Innensubstanz liegt in längeren Strängen zwischen den Fäden der Schalensubstanz. Nach der Trennung der Spermatiden konzentriert sich die gesamte Mitochondrienmasse zu einem abgerundeten Körper, der in unmittelbarer Nähe des Chromatinkerns gelegen ist und zwar in Richtung auf den Schwanzteil. Dieser Mitochondrienkörper erscheint hier, da die helle Innensubstanz sich inzwischen kontrahiert hat, wie von vielen kleinen Vacuolen durchsetzt. Bald erscheinen auch an der Peripherie solche vacuolenähnliche Bildungen, hervorgerufen durch die helle Innensubstanz, die aus dem Gewirr heraustritt. Diese Bläschen an der Peripherie nehmen mehr und mehr an Größe zu, indem immer mehr Innensubstanz an die Peripherie tritt. Die Bläschen sind mit einer festen Membran umgeben. Je mehr Innensubstanz in die Bläschen tritt, um so mehr werden diese aneinander gedrängt. Dies führt soweit, daß die helle Außenschicht wie von einer gemeinsamen Membran umgeben erscheint, von der aus die eng aneinander geschmiegten Bläschenwände wie feste Balken nach der im Innern liegenden, dunklen, konzentrierten Schalensubstanz zu greifen scheinen. Allmählich schwinden auch diese Verbindungen, so daß schließlich der dunkle Innenkörper wie von einem hellen

Hofe umgeben erscheint. Nur einen Fortsatz behält der Innenkörper. Dieser ist nach dem Chromatinkern gerichtet, mit dem er in engster Verbindung steht. Auffällig ist, daß gerade auf diesem Stadium der Mitochondrienkörper starkes Färbvermögen namentlich auch durch Kernfarbstoffe aufweist. Unter stärkeren Vergrößerungen erweist sich der Innenkörper als aus feinsten Fäden zusammengesetzt.

Im großen ganzen stimmen die Befunde an *D. euph.* mit den Befunden von Meves an *Pygaera* überein.

Der »Nebenkern« oder Mitochondrienkörper hat in den Keimzellen der Lepidopteren von den verschiedenen Forschern verschiedene Deutung erfahren.

Toyama gibt die erste nähere Beschreibung. Er findet in den Spermatocyten von *Bombyx mori* am Ende der Wachstumsperiode zwischen Kern und Cystenwand eine Anhäufung von Mikrosomen, von denen er sagt, daß sie allem Anschein nach den von v. La Valette bei *Forficula* beschriebenen gleichen. Noch in der ruhenden Zelle soll sich diese Anhäufung in ein Faserbündel umwandeln, das an eine achromatische Spindel erinnert. Dieser Befund Toyamas gleicht im allgemeinen den Befunden an *Pygaera* und *D. euph.* Doch weicht Toyama in der weiteren Darstellung ab: Das Faserbündel soll sich dem Kern nähern und sich mit den »Attraktionssphären«, die zu beiden Seiten des Kernes liegen, zu einer Spindel verbinden, die »aus zwei polaren, mit Hämatoxylin schwach färbbaren Teilen und einem äquatorialen, stark färbbaren Teile besteht«. Nach der zweiten Reifungsteilung ziehen sich die Fasern zusammen, werden dicker und bilden schließlich eine körnige Kugel, die von »freiem« Plasma umgeben ist. Toyama beobachtet auch die von der äußeren Membran nach dem dunklen Innenteil reichenden Fortsätze, die verschwinden, wenn dieser sich verlängert. Ähnlich wie Toyama hat schon vor diesem Platner (1889) den Nebenkern von den Spindelfasern abgeleitet.

Diese Auffassung von Platner und Toyama kehrt später bei Munson (1906) und Marg. Cook (1910) wieder. Munson geht bei der Besprechung des Nebenkerns von *Papilio rutulus* auf die Spindeln der ersten und zweiten Reifungsteilung zurück. Er nimmt an, daß die erste Reifungsspindel gänzlich vom Kern gebildet wird und daß jede Spindelfaser mit einem Chromosom verbunden ist. In der zweiten Reifungsteilung dagegen sind nur die centralen Spindelfasern an die Chromosomen angeheftet, während die peripheren keine Verbindung mit ihnen eingehen. Dies veranlaßt ihn zu der Annahme, daß »these two parts of the spindle have different origins; the outer »mantle fibers«, being derived from the

persistent intermediate fibers of the first spindle, while the central spindle is derived, partly at least, from the chromosomes«. Dieser Unterschied im äußeren und inneren Teile der zweiten Reifungsspindel wird besonders auffällig entweder noch vor oder erst nach der Vollendung der letzten Teilung. Ehe sich nämlich die zwei Spermatiden endgültig trennen, löst sich (»melts«) der periphere Teil der Spindel auf durch Aufbrechen in Körner. Die Centralfasern bleiben fortbestehen bis zur schließlichen Zusammenziehung des Cytoplasmas. Sodann ziehen sie sich nach Vollendung des Aufbrechens der peripheren Fasern in Körner zusammen und lagern sich in das Zentrum der Spermatide. Hier bilden sie einen homogenen, archoplasmaähnlichen Körper dicht an den Chromosomen, die eine Kernmembran zu bilden beginnen. Die körnigen Gebilde des peripheren Spindelteiles liegen in einem Ring um diesen centralen, archoplasmatischen Teil, den eigentlichen »Nebenkern«, dessen konzentrische Streifung allmählich verschwindet. Vergleichen wir dies Gebilde der Spermatiden von *Pap. rut.* mit dem Mitochondrienkörper bei *Pygaera* und *D. euph.*, so ist es nicht schwierig, den centralen, archoplasmatischen und den peripheren, körnchenförmigen Teil des »Nebenkerns« mit dem centralen, aus der dunklen Schalensubstanz und dem peripheren, aus der hellen Innensubstanz der Mitochondrien entstandenen »Mitochondrienkörper« zu identifizieren.

Auch Marg. Cook (1910) führt die Entstehung des Nebenkerns auf die Reifungsspindeln zurück. Sie findet an allen untersuchten Saturniden und *Acronycta*, daß nach der zweiten Reifungsteilung das Spindelfasermaterial bestehen bleibt, sich nach der Bildung der Spermatiden in eine sphärische Masse an dem proximalen Pole des Kernes sammelt, um damit den Nebenkern zu bilden, der später als »eine innere Schwanzmembran« zur Umhüllung des Axialfilamentes Verwendung findet. Die als Mitochondrien bezeichneten Zellelemente kann sie an den untersuchten Saturniden nicht finden.

Federley geht auf den Nebenkern nicht weiter ein, da er hauptsächlich die chromatischen Strukturen der Untersuchung unterzieht. Ihm scheint es, »als ob sowohl der Rest der Spindeln als auch die Mitochondrien an dem Aufbau desselben teilnähmen«.

3) Die Centrosomen.

Die Centrosomen kann man bis auf die Spermatogonien zurückverfolgen. Allerdings vermag man sie nur während der Spermatogonienteilung als zwei winzige Gebilde an den Spindelpolen zu erkennen. Während des Ruhestadiums sind sie im Plasma nicht zu sehen. Erst auf dem

Wachstumsstadium, also dem Stadium der jungen Spermatocyte treten sie klar und deutlich in die Erscheinung. Beim Beginne der Wachstumsperiode zeigen sich im Plasma der Spermatocyten in der Nähe des Kernes zwei kleine, durch eine hellere Färbung auffallende, hantelförmige Gebilde, die mit fortschreitender Entwicklung der Keimzelle sich mehr und mehr vom Kern entfernen und an die Peripherie wandern, gewöhnlich nach der dem Cysteninneren zugekehrten Seite. Je mehr sich diese, als Idiozom bezeichneten Gebilde der Zelloberfläche nähern, um so mehr differenzieren sich in ihnen je zwei V-förmig aneinander gelagerte Centrosomen, deren Schenkeln je ein feiner Achsenfaden in den Cystenhohlraum zu entwächst. Dieser Achsenfaden ist am Ende mit einem Plasmaklümpchen versehen, das besonders kurz vor dem Beginne der Reifungsteilungen seine stärkste Ausbildung erlangt, bald aber, und zwar noch vor den Reifungsteilungen, wieder stark rückgebildet wird. Vielfach bleibt es als ein dunkler Belag an dem gleichsam verdickten Cilienende erhalten. Zu der Zeit, in der sich die Plasmaklümpchen an den Enden der Cilien befinden, sind diese besonders klar und deutlich zu erkennen; vor allem fällt auch auf diesem Stadium die Größe der Centrosomen auf. Allem Anschein nach dient das Plasmaklümpchen der Ernährung der Cilien (Taf. III—V, Fig. 30—58).

Währenddem ist der helle Hof um die Centrosomen geschwunden. Diese entfernen sich etwas voneinander, begeben sich weiter ins Plasma und wandern in diesem in entgegengesetzter Richtung hin an die Pole der ersten Reifungsspindel. Bald, nachdem sie hier angelangt sind, bildet sich um sie eine feine Strahlung, die mehr und mehr fortschreitet und zur Zeit der fertigen Teilungsspindel ihre höchste Ausbildung erreicht. In manchen Spermatocyten bildet sich schon während der Centrosomwanderung diese Strahlung. Der Achsenfaden scheint auch während der ersten Reifungsteilung vorhanden zu sein. Es läßt sich dies nicht mit Bestimmtheit feststellen, weil auf diesem Stadium die Centrosomen gewöhnlich in dem den Nachbarzellen zugewandten Plasmateile gelegen sind, die Cilien darum nicht direkt nach dem Cystenlumen weisen. Das Centrosom scheint auf diesem Stadium etwas an Größe abgenommen zu haben. Kurz nach Vollendung der Metaphase der ersten Reifungsteilung brechen die Centrosomen in Einzelcentrosomen auf. Sie kontrahieren sich zu gedrungenen Stäbchen und begeben sich an die Spindelpole der zweiten Reifungsteilung. Sie sind hier, wie auch in den aus der zweiten Reifungsteilung resultierenden Spermatiden in vielen Fällen deutlich zu sehen. In der Spermatide liegt das Centrosom in der Nähe des Kernes an der dem Mitochondrienkörper entgegengesetzten Seite. Diese Lage verläßt es bald und wandert

um den Kern herum hin nach dem Mitochondrienkörper, um zwischen diesem und dem Chromatinkern seine endgültige Lage einzunehmen. Vielfach entgeht es hier der Beobachtung, da es zwischen dem dunkelgefärbten Kern und dem dunklen Innenteil des Mitochondrienkörpers liegt. Der Achsenfaden, der erst aus der Zelle frei ins Cystenlumen reichte, wird in das Zellplasma hineingezogen bis hin an den Mitochondrienkörper, von dem er schließlich umwachsen wird. Am Beginne der Längsstreckung der Spermatide tritt der Achsenfaden meist am Schwanzende über die Zellgrenzen hinaus (Taf. III—V, Fig. 30—69).

Die Centrosomen haben das Interesse der Forscher vor allem angeregt, was sich aus ihren ausführlichen Mitteilungen über diese leicht schließen läßt. In der Hauptsache stimmen die Befunde an *D. euph.* mit den Befunden von Meves und Federley an *Pygaera*arten überein. Die Befunde von Marg. Cook an den von ihr untersuchten Lepidopteren weichen nur wenig ab. Sie vermag die Centrosome schon vor der letzten Spermatogonienteilung als winzige Gebilde zu erkennen, die neben dem Nucleolus gelegen sind, sich teilen und nach entgegengesetzten Polen sich bewegen. Nach vollendeter Teilung treten sie klar und deutlich hervor, ebenso auch auf allen Stadien der weiteren Entwicklung der Keimzellen.

Aus ihren Beobachtungen glaubt sie entnehmen zu können, »that the centrosome is entitled to the rank of a permanent cell organ«. Was die Gestalt der Centrosomen der Keimzellen der von ihr untersuchten Schmetterlinge betrifft, kann sie diese nur als kleine einfache Gebilde erkennen, an denen sie ein Flagellum zu unterscheiden vermag. Diese von Cook beobachtete Form konnte Henneguy (1898) für *Bombyx mori* feststellen, der in den Spermatocyten zwei rundliche, höchstens leicht verlängerte, aber voneinander unabhängige Körperchen fand. Während der ersten Reifungsteilung vermag sie nicht mehr den aus den Centrosomen ragenden Achsenfaden zu erkennen.

Munsons Befunde weichen stark von den geschilderten ab. Er findet schon in den ersten Spermatogonien von *Papilio rutulus* eine besonders gefärbte Masse, die er Archoplasma nennt. Beim Beginne der Teilung verlängert und teilt sich diese. Jede Hälfte bewegt sich nach einem entgegengesetzten Pole des Kernes, wo zwei große Sterne mit winzigen, aber deutlichen Centrosomen sich entwickeln. Diese Erscheinung kehrt bei den schnell aufeinander folgenden Teilungen wieder. In der ruhenden Spermatocyte findet er die Centrosomen gewöhnlich am Nucleus. Er erkennt sie leicht durch »an indentation«, die sie in den Kernen verursachen. Beim Beginne der ersten Reifungsteilung rücken die Centrosomen auseinander hin zu ihren entsprechenden Polen. Er erwähnt nichts von

Achsenfäden, die nach übereinstimmendem Urteil der anderen Forscher an ihren Objekten wenigstens immer zu finden sind.

Auf dem Stadium der Spermatide ist das Centrosom verschieden gedeutet worden. Ausführlicher äußert sich Platner. Er erkennt das Centrosom als einen wesentlichen Bestandteil der Spermatide des *D. euph.*-Hodens. Um dies Centrosom hat sich die Asterstrahlung rückgebildet. Er bemerkt auch den Achsenfaden, den er aber nicht in Beziehung zum Centrosom bringt. Dieses liegt der Kernmembran dicht an, bald an dem oberen Teile, d. h. der dem Ansatze des Achsenfadens entgegengesetzten Seite derselben, bald mehr seitlich. »In den meisten Fällen tritt es dem Beschauer an der hellen Innenfläche entgegen, geeignete Schnitte aber zeigen, daß es draußen liegt.« Bei der Umbildung der Spermatide zum Spermatozoon wandert es vor den Kern, wo es endgültig gelagert bleibt. Munson konnte ähnliches feststellen. Auch er findet, daß das Centrosom, das zunächst mit dem Nebenkern assoziiert ist, in der Umbildungsperiode endgültig vor den Chromatinkern plaziert wird. Meves berichtet kurz, daß auf diesem Stadium bei *Pygaera* der Achsenfaden durch die Vermittlung des Centralkörpers mit dem Kern in Verbindung tritt. Marg. Cook findet das Centrosom in den Anfangsstadien der Spermatide in einer archoplasmischen Masse vor den Kern plaziert. Zugleich bemerkt sie auch das Flagellum. Während sich die Spermatide entwickelt, wandert das Centrosom herum und begibt sich in seine endgültige Position zwischen Kern und Nebenkern. Der Achsenfaden durchwächst den Nebenkern und das spärliche Plasma. Sobald er über die Zellgrenzen hinauswächst, beginnt die Spermatide sich ins Spermatozoon umzuwandeln.

Auch Federley findet an *Pygaera* das Centrosom ursprünglich vor dem Kern. Bald wandert es nach hinten und lagert sich zwischen Kern und Nebenkern. Hier vermag er das Centrosom nur schwer zu entdecken, obwohl der Achsenfaden immer scharf hervortritt.

4) Das Spitzenstück oder Acrosom.

In der Spermatide tritt als ein neuer Zellteil das zukünftige Spitzenstück auf. Es liegt in allernächster Nähe des Chromatinkerns und des Mitochondrienkörpers. Je weiter die Umbildung des Mitochondrienkörpers vor sich geht, umso besser wird es sichtbar, da es an Größe zunimmt und sich intensiver färbt. Über den Ursprung läßt sich mit Sicherheit nichts feststellen. Ich glaube, daß man es als eine kompakte Anhäufung der Centralspindelfasern, die von der letzten Reifungsteilung her restieren, ansprechen kann. Diese sind zwischen den Mitochondrien ge-

lagert kurz nach der Teilung. Bei der Umbildung derselben zum Mitochondrienkörper treten sie aus diesem heraus und bilden einen gedrungenen Körper von kugeliger oder ovaler Form, dessen innerer Teil manchmal von einer Membran umspannt erscheint, die eine Vacuole einschließt.

Nach Platner und Munson wird das Centrosom zum Spitzenstück. Nach Federley entsteht es ausschließlich aus Cytoplasma. Seiner Meinung nach bildet es sich erst, wenn der Kern von der sphärischen zur ovalen, gestreckten Form übergeht. Dieselbe Auffassung findet sich auch bei M. Cook, die ausführlicher das Acrosom beschrieben hat. Sie findet, daß es aus modifiziertem Plasma gebildet wird und daß es aus zwei Teilen besteht: einem deutlichen Bläschen und einem dunkleren Körper (Taf. V, Fig. 61—69).

Die Umformung der Spermatide in das Spermatozoon.

Die Umbildung der Cyste geht auf diesem Stadium noch weiter. Sie streckt sich auffallend stark in die Länge, bis sie schließlich zu einem langgestreckten Hohlcylinder umgewandelt erscheint. An dem einen Ende liegt die große, mit einem deutlich erkennbaren Kern ausgestattete Kopfnährzelle. Doch verliert sie mit der Zeit etwas an Größe. Ebenso geht es den übrigen Cystenzellen, deren Kern vor allem rückgebildet und deren Plasma durch die Längsstreckung zu einer äußerst feinen, das Spermatozoenbündel rings umhüllenden Membran ausgespannt wird. Sind die Spermatozoen voll herangereift, so ist die ernährende Tätigkeit der Cystenzellen nicht mehr nötig. Darum tritt auf diesem Stadium eine sehr starke Rückbildung derselben ein, die schließlich im Imagohoden zu völligem Schwinden führt. Nur die Kopfnährzelle bleibt noch längere Zeit erhalten. Doch auch sie schwindet schließlich vollkommen. Daher erklärt es sich, daß zahlreiche reife, isolierte, unregelmäßig verteilte Spermatozoen den Imagohoden und die Ausführgänge füllen.

Diese Längsstreckung der Cystenhülle wird bedingt durch die Umformung der gedrungenen Spermatide in das fadenförmige Spermatozoon. An dieser Umformung nehmen sämtliche Keimzellelemente, wahrscheinlich mit Ausnahme des Centrosoms, teil.

1) Der Kern.

Kurz nachdem sich das Chromatin der Spermatide zu dem kugeligen Gebilde zusammengeballt hat, beginnt die Kernmembran, sich in die Länge zu strecken. Mit ihrer Streckung hält sie gleichen Schritt mit der des Plasmas. Allmählich entsteht so aus der Kernmembran eine Röhre, die

vorn in eine Spitze ausläuft und an deren einem, dem Schwanzteil zugekehrten Ende das Chromatin sitzt. Es beginnt nunmehr, sich aus der Zusammenballung zu lösen und in feine Körnchen aufgelöst, die Kernperipherie in der Nähe seiner Lagerung zu überziehen. Von hier aus wendet es sich allmählich der Spermatidenspitze zu und überzieht die Gesamtoberfläche der Kernmembran. Oft kann man es auch vor dieser Verteilung an der Seitenwand sitzend finden. Die Streckung schreitet weiter fort. Die Kernmembran bildet nunmehr eine dünne, von vorn nach hinten gleichmäßig mit Chromatin versehene, gerade verlaufende Röhre. Diese verdünnt sich mehr und mehr, bis sie sich schließlich im Spermatozoon zu einem äußerst feinen Faden, dem Spermatozoonkopf kontrahiert hat, der sich stark mit Heidenhains Hämatoxylin färbt, so daß er leicht im Spermatozoenbündel erkannt werden kann. Die Länge, zu der der Kern am reifen Spermatozoon auswächst, ist im Verhältnis zu den übrigen Zellbestandteilen eine entsprechende. Sie mag ungefähr den 10.—12. Teil der Gesamtlänge betragen. Auffällig ist die Regelmäßigkeit dieser Kerne, ihre vollkommen parallele Anordnung, ihr homogenes Aussehen und die gleichmäßige Färbung (Taf. V, Fig. 59—75).

Munson glaubt, an der Chromatinsubstanz mancher Spermatozoen von *Pap. rut.* eine starke Lageverschiebung feststellen zu können. Er sah, daß sich das Chromatin in Richtung der Kopfnährzelle der Cyste kontrahierte, so daß der langgestreckte Kern wiederum gedrungene Form annahm. Er hält die zu diesem Stadium vorgeschrittenen Spermatozoen erst für voll ausgereift. Eine derartige Beobachtung läßt sich an *D. euph.* nicht machen Auch andere Beobachter geben nichts Entsprechendes von den von ihnen untersuchten Objekten an.

2) Der Mitochondrienkörper.

Auch der Mitochondrienkörper streckt sich bedeutend in die Länge am Achsenfaden entlang. Mit einem feinen Fortsatz bleibt er in Verbindung mit dem Kern. In manchen Spermatiden breitet sich der Nebenkern in gleicher Stärke entlang des Achsenfadens aus. In anderen scheint er zu Klumpen zusammengeballt am Achsenfaden entlang mehr und mehr der Schwanzspitze zuzuwandern, nur einen am Kern haftenden schmalen Strang, der den Achsenfaden umhüllt, zurücklassend. Dies scheint in der Hauptsache der Fall zu sein. An nur mit Alkohol konservierten Hoden erscheint der abgewanderte Mitochondrienkörper nach Färbung mit Heidenhains Hämat. besonders stark differenziert. An schon sehr lang gestreckten Spermatiden erscheint er, zumal er schon viel Material zur Umhüllung des Achsenfadens abgegeben hat, wie ein Kern,

dessen Chromatin zu einem einheitlichen Gebilde zusammengedrängt liegt. Dies Aussehen ist geeignet, zu Irrtümern zu führen.

Außer der Umhüllung des Achsenfadens hat der Mitochondrienkörper wahrscheinlich auch eine ernährende Funktion.

Je mehr sich die Spermatide streckt, um so dünner wird die Umhüllung. Schließlich entgeht sie völlig der Beobachtung (Taf. V, Fig. 66—75).

Der um den Mitochondrienkörper in der jüngeren Spermatide vorhandene helle, umgebende Saum verlängert sich mit dem dunklen Innenteil. Er schwindet bald vollkommen. Um den Mitochondrienkörper liegt das Plasma in einem äußerst dünnen Überzug.

Den hier geschilderten Verlauf konnten auch Platner, Meves und Henneguy feststellen. Die beiden letzteren vermochten außerdem während der Streckung des Mitochondrienkörpers zu beobachten, daß dieser sich am Ende in zwei oder mehrere Fäden auflöste, die den Achsenfaden rings umgeben und parallel mit ihm nach hinten verlaufen.

Eine ausführliche Darstellung des Verhaltens des Nebenkerns in dieser Periode hat Munson gegeben. Er ist zu wesentlich anderen Resultaten gekommen. Er beobachtet, daß der in der jungen Spermatide homogene Nebenkern während der Umbildungsperiode allmählich körnig wird und ovale Form annimmt. Auf diesem Stadium verläßt er den Kern und wandert an dem Achsenfaden hinab. Er erkennt in ihm deutlich eine Masse von Körnern, die in eine Flüssigkeit gelagert ist. In regelmäßigen Abständen sammeln sich an einigen Stellen des Achsenfadens diese Körner an und veranlassen hier Schwellungen. Dies vermochte er besonders gut an lebendem Material zu beobachten. Er hält die Schwellungen für zeitweise Anhäufungen von »Cytolymphe«. Die Körner dienen seiner Meinung nach der Ernährung des Spermatozoons. Federley bemerkt nur kurz, daß der Nebenkern sich aufzulösen scheint.

3) Das Centrosom und der Achsenfaden.

Das Centrosom behält seine Lage zwischen Kern und Mitochondrienkörper. Es ist schwer festzustellen, in den späteren Stadien der Umwandlung überhaupt nicht mehr. Es scheint hier in eine feste Verbindung mit dem Kern eingegangen zu sein. Dafür ist der Achsenfaden um so deutlicher zu erkennen. Er ist in der Einzahl vorhanden; in einigen Fällen zeigten sich am Anfange desselben zwei Fäden, die bald zu einem zusammentreten. Er geht durch den Mitochondrienkörper hindurch und hat meist noch einen Fortsatz über das Zellplasma hinaus. Mit wachsendem Achsenfaden verlängert sich auch die Spermatide. Je weiter die Umwandlung

zum Spermatozoon fortschreitet, um so weniger ist er in der Seitenansicht zu erkennen. Nur auf Querschnitten kann man ihn als ein feines, von Zellplasma umgebenes Pünktchen finden (Taf. V, Fig. 66—75).

Wie Meves feststellen konnte, verläuft der Achsenfaden nicht im Innern des Nebenkerns, sondern immer über die Oberfläche desselben und zwar bis zu dessen hinterer Spitze, die in den Faden gleichsam ausgezogen ist.

Platners und Munsons Ansicht über die endgültige Lage des Centrosoms hatte ich schon Gelegenheit auszuführen.

In bezug auf den Ursprung des Achsenfadens werden zwei Ansichten vertreten, die beide große Wahrscheinlichkeit haben, für die sich aber bei der Winzigkeit des Objektes kein Beweis erbringen läßt. Die einen nehmen an, daß er gleich den Spindelfasern und Astralstrahlen durch Differenzierung des Zellplasmas gebildet wird. Die zweite Ansicht vertreten Meves und Cook. Meves glaubt nach seinen Beobachtungen an *Pygaera* annehmen zu dürfen, daß die Achsenfäden der Schmetterlingsspermatocyten und -spermatozoen »extracellulär gewordene Mitomfäden darstellen«. Und Marg. Cook meint, daß der frühzeitige Versuch des Centrosoms bei den Spermatocyten erster und zweiter Ordnung ein Flagellum zu bilden, wie sie bei Saturniden, bei *T. archippus* und *P. cresphontes* feststellen konnte, der Ansicht Gewicht verleiht, daß wenigstens bei den Lepidopteren das Herauswachsen des Axialfilamentes aus dem Centrosom der Formation der Spindelfasern und Astralfasern vergleichbar ist.

Allgemein scheint nur ein Achsenfaden in jeder Spermatide enthalten zu sein. Federley hat an *Pygaera*, allerdings nur äußerst selten, auch zwei derselben in einem Schwanzstück zu beobachten vermocht. Bei Bastarden konnte er sie dagegen als eine sehr häufige Erscheinung feststellen.

Eigenartig ist wiederum der Befund Munsons an *Pap. rut.* Er findet, daß bei der Umwandlung der Achsenfaden aus dem Nucleus der Spermatide herauswächst. Er glaubt, daß anfangs drei oder vier solcher Fasern vorhanden sind, die sich bald zu einem vereinigen. Hin und wieder vermag er auch am Ende eine Aufteilung in die zusammensetzenden Fibrillen wahrzunehmen.

4) Das Spitzenstück.

In der Umbildungsperiode verläßt das in der Nähe von Kern und Nebenkern liegende Acrosom seinen Platz und wandert an den Kopfpol der Spermatide. Dies geschieht zu der Zeit, in der die sphärische Kern-

membran sich in die Länge zu strecken beginnt. Mit der Streckung des gesamten Spermatidenkörpers wächst das Acrosom zu einem feinen Faden aus, der in das Plasma der Kopfzelle der Cystenhülle bis fast an den Kern hineinragt. Hier geht es in eine innige Verbindung mit dem Plasma der Cystenzelle ein, so daß vielfach die Grenzen völlig verschwinden. Diese Tatsache läßt die Vermutung aufkommen, daß das Spitzenstück der Kopfnährzelle der Cyste Nahrungsstoffe entnimmt und an die übrigen Zellelemente des entstehenden Spermatozoons abgibt. Federley findet, daß das Spitzenstück zur Zeit der stärksten Nahrungsproduktion in der Nähe des Kerns eine vacuolenähnliche Auftreibung zeigt, die später wieder verschwindet. Er vermutet, daß sie als eine Art Nahrungsvacuole funktioniert (Taf. V, Fig. 66—75).

Das reife Spermatozoon.

Das reife Spermatozoon ist ein feines, sehr lang ausgestrecktes haarförmiges Gebilde, an dem Sonderbildungen wie z. B. Säume, Spiralen usw. mit den von mir gebrauchten Vergrößerungen nicht wahrzunehmen sind. Kopf- und Schwanzstück lassen sich dabei leicht unterscheiden, das Mittelstück dagegen nicht. Es liegt eng dem Chromatinkern des Kopfstückes an, ebenso gefärbt wie dieser. Das Kopfstück ist zusammengesetzt aus dem Spitzenstück oder Acrosom, das aus Centralspindelresten der zweiten Reifungsteilung seine Entstehung nimmt, und dem Kern, der aus Chromatin gebildet wird. Das Centrosom bildet das Mittelstück. Von ihm aus ragt der Achsenfaden in den Schwanzteil. Hier wird er mantelförmig umschlossen von einer Mitochondrien- und Zellplasmaschicht, deren Schichtung infolge der geringen Stärke nicht mehr zu erkennen ist (Taf. V, Fig. 75).

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1) Die Hoden von *Deilephila euphorbiae* werden paarig angelegt. Beim Beginne der Verpuppung treten die beiden nierenförmigen, aus je vier Follikeln bestehenden Hälften zu einem unpaaren Hoden zusammen, der gegen Ende der Verpuppung eine eigenartige Verdrehung erfährt.

2) Der mit Tracheen reich versehene Hoden wird von einer äußeren und einer inneren Membran eingeschlossen. Die innere Membran ist mit Pigment und Nahrungsstoffen reich versehen. Sie ist selbständig den gesamten Hodeninhalt ernährend tätig.

3) Die Ausführgänge, anfangs solide, durchsichtige Zellstränge, teilen sich im Hoden in vier Einzelgänge, deren jeder trichterförmig im Follikelgrunde sitzt.

4) Die Spermareife dauert sehr lange. Erst 4—2 Wochen vor dem Ausschlüpfen sind reife Spermatozoen zu finden.

5) Jeder Follikel enthält eine Versonsche oder Apicalzelle, die aus einer modifizierten Spermatogonie entsteht. Sie reguliert durch eine spezifisch ernährende Funktion den Entwicklungsgang der Keimzellen. Die Keimzellen sind in jedem Follikel in einigermaßen gesetzmäßiger Weise um die Versonsche Zelle gelagert.

6) Die Spermatogonien durchlaufen 5—6 Vermehrungsteilungen. Während des jeweiligen Ruhestadiums wird das Chromatin in Nucleolen aufgespeichert.

7) Die Cystenhüllzellen entstehen aus modifizierten Spermatogonien. Der Grad der Ernährung entscheidet über die Weiterentwicklung als eigentliche Keimzelle oder als Cystenzelle.

8) In der Synapsis treten wahrscheinlich die Chromosomen zu einem einheitlichen Faden zusammen.

9) In der anschließenden Wachstumsperiode wird längere Zeit das Chromatin in Nucleolen aufgespeichert. Der Kern, vor allem aber das Plasma vergrößern sich stark. Die Keimzellen rücken an die Peripherie der Cyste.

10) Die Konjugation der Chromosomen wird eingeleitet durch Umbiegen der langen Chromosomen zu V-förmigen Gebilden. Je zwei solcher treten zu einem einheitlichen Chromatinring zusammen, der sich stark kontrahiert und schließlich zu einer Tetrade aufbricht. Die Tetraden brechen in bivalente Dyaden auf.

11) Die Dyaden, 28 an Zahl, lagern sich während der ersten Reifungsteilung in die Äquatorialplatte. Ihre Größe und Gestalt läßt sich gut feststellen. Bei der Teilung werden die Dyaden halbiert. Die erste Reifungsteilung ist eine Äquationsteilung.

12) Ein Dimorphismus in bezug auf den Chromatingehalt der Keimzellen ist nicht zu finden.

13) Die zweite Reifungsteilung ist die Reduktionsteilung.

14) In der Spermatocyste lagern sich die Spermatiden einseitig, indem sie die Kopfseite nach der einen, die Schwanzseite nach der anderen Seite der Cyste richten. Das Chromatin ist anfangs über die ganze Kernperipherie verteilt. Dann konzentriert es sich und legt sich an die Schwanzseite der Kernmembran.

15) Die Mitochondrien, die in der Spermatocyte auf dem Wachstumsstadium deutlich erkennbar sind, verteilen sich während der Reifungsteilungen auf die Tochterzellen. In der Spermatide differenziert sich ihre helle Innensubstanz zum umgebenden Saume, ihre dunkle Schalensubstanz zum Innenteile des Mitochondrienkörpers oder Nebenkerns.

16) Die Centrosomen erscheinen bei der Spermatogonienteilung im Pole der Spindel als winzige Gebilde. Während der Wachstumsperiode liegen sie in dem dem Cystenlumen zugekehrten Teile nahe der Peripherie. Sie differenzieren sich als zwei V-förmige Gebilde, aus deren Schenkeln je ein Achsenfaden reicht, der mit einem Plasmaklümpchen versehen ist. Nach der ersten Reifungsteilung brechen die V-förmigen Centrosomen zu einfachen Centrosomen auf. Das in der Spermatide vorhandene Centrosom lagert sich endgültig zwischen Kern und Nebenkern.

17) Das Spitzenstück entsteht in der Spermatide als Centralspindelrest. Bei der Umformung der Spermatide zum Spermatozoon rückt dieser vor den Kern und wächst zum Spitzenstück aus.

18) Während der Umformungsperiode bildet sich die Cystenhülle zu einem langen Hohlcylinder aus. Der Spermatidenkern verlängert sich zum Spermakopfstück. Der Mitochondrienkörper wächst am Achsenfaden entlang und wird zur Umhüllung desselben.

19) Der Achsenfaden steht durch das Centrosom mit dem Kern in Verbindung.

20) Das Spitzenstück ragt in das Plasma der Kopfzelle der Cystenhülle und vermittelt die Ernährung.

21) Nach vollendeter Reifung und Ausbildung des Spermatozoons schwindet die Cystenhülle vollständig. Die hierdurch isolierten Spermatozoen füllen vollständig den Imagohoden und dessen Ausführgänge.

Literaturverzeichnis.

Arbeiten, die nach einem Referat gelesen wurden, sind mit [Ref.] bezeichnet.

Ballowitz, E., Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Arch. f. mikr. Anat. 1890. 36. Bd.

Baur, Erwin. 1911. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin.

Bessels, E. 1867. Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII. 1867.

Bonnevie, Kristine. 1907. Untersuchungen über Keimzellen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 42. S. 567—598.

—— 1908. Chromosomenstudien. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

Boveri, Theodor. 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena. [Ref.]

Buchner, P. 1909. Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Arch. f. Zellforschung. Bd. 3. S. 335—430. 6 Tafeln.

Carnoy, J. P. 1885. La Cytodiérèse chez les Arthropodes. La cellule I. S. 191—440. 8 T.

Cholodkowsky, N. 1880. Über die Hoden der Schmetterlinge. Zool. Anz. Bd. III.

—— 1880. Über den Bau der Testikel bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. III.

—— 1884. Über die Hoden der Schmetterlinge. Ibid. 1884.

—— 1886. Der männliche Geschlechtsapparat der Lepidopteren. Beil. z. 52. Bd. d. Nachr. d. Akad. Petersburg. [Ref.]

Mc. Clung. 1902. Note on the accessory chromosome. Anat. Anz. Bd. 20.

Cook, Margaret Harris. 1910. Spermatogenesis in Lepidoptera. Proc. of the Acad. of Nat. Science of Philadelphia. Vol. 62. S. 294—327. 6 T.

Dederer, Pauline H. 1907. Spermatogenesis in Philosamia cynthia. Biol. Bull. Vol. 13. 94—106.

—— 1912. Preliminary Note on Gametogenesis in Philosamia cynthia. Ibid. Vol. 23. 40—41.

Demodikoff, K. 1902. Zur Kenntnis des Baues des Insektenhodens. (Vorl. Mitteilung.) Zool. Anzeiger. Bd. 25. 575—578.

Doncaster, L. 1910. Note on the spermatogenesis of Abraxas grossulariata (currant moth). Proceed. of the Cambridge Phil. Soc. Vol. 16. S. 44—45.

—— 1911. Some stages in the Spermatogenesis of Abraxas grossulariata and its Variety lacticolor. Journ. of Genetics. Vol. 1. S. 179—184. 1 T. [Ref.]

—— 1912. Note on the chromosomes in Oogenesis and Spermatogenesis of the White Butterfly Pieris brassicae. Proc. of the Cambridge Phil. Soc. Vol. 16. S. 491—492.

Federley, Harry. 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra sowie einige ihrer Bastarde. Ein Beitrag zur Frage der konstanten intermediären Artbastarde und der Spermatogenese der Lepidopteren. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 9. S. 1—110.

Fernald, H. T. 1890. External sexual markings of Pupae. Zool. Anz. 13. Jahrg. S. 47.

Fick, R. 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. für Anat. und Phys., Anat. Abt. Suppl. S. 179—228.

—— 1907. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Erg. d. Anat. u. Entwickl.-Gesch. Bd. 16. S. 1—140.

—— 1908. Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

Friedmann, Hermann. 1902. Über die Chromosomen als Träger der Vererbungssubstanz. Biol. Zentralbl. Bd. 22. 778—780.

Gilson, G. 1884. Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. La Cellule 1.

Goldschmidt, Richard. 1911. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig.

Gregoire, Victor. 1905. Les resultats acquis sur les Cinèses de maturation dans les deux règnes I. La Cellule. S. 219—376.

Gross, J. 1904. Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L. Zool. Jahrb. Bd. 20. S. 439—498. 2 T.

—— 1906. Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus. Zool. Jahrb. Bd. 22. S. 267—336. 2 T.

—— 1911. Über Vererbung und Artbildung. Biol. Zentralblatt. Bd. 31. S. 161—177, 193—214.

Grünberg, K. 1903. Untersuchungen über die Keimzellen und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74.

Gutherz, Siegfr. Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. S. 491—514.

Haecker, Val. 1910. Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung. Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. 3. S. 181—200.

—— 1904. Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. Suppl. 7. 161—256.

—— 1912. Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig.

Hatschek, B. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 11.

Heider, Karl. Chromosomen und Vererbung. 1906. Jena.

Henking, H. 1890. Untersuchung über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. Das Ei von Pieris brassicae L. nebst Bemerkungen über Samen und Samenbildung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49. 503—564. 3 T.

—— 1891. Idem II: Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwicklung bei Pyrrhocoris apterus L. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 51. 685—736. 3 T.

Hertwig, Oskar. 1906. Allgem. Biologie. 2. Aufl. Jena.

—— 1909. Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena.

Hertwig, Richard. 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Zentralblatt. Bd. 32. S. 1—45, 65—111, 129—146.

Kopeć, St. (1908.) 1. Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. (Vorl. Mitt.) Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie. S. 893—918. 6 Fig. [Ref.]

—— 1910. 2. Über morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie B. S. 186 bis 197. 1 T. [Ref.]

—— 1911. Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 33. S. 1—116. 19. Fig. 5 Taf.

Korf, K. 1901. Weitere Beobachtungen über das Vorkommen V-förmiger Zentralkörper. Anat. Anz. Bd. 19.

Korschelt u. Heider. 1903. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte d. wirbell. Tiere. Allgem. Teil. 2. Lief. Jena.

Lenhossek, M. 1898. Untersuchungen über Spermatogenese in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51.

Lintner, J. A. 1884. A new sexual character in the pupae of some Lepidoptera. Psyche Vol. IV. 103—106. [Ref.]

Meisenheimer, J. 1907. 1. Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. 32. 393—400.

—— 1909. Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. 1. Beitrag: Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Jena, G. Fischer. 149 S. 55 Fig. 2 T.

Meves, F. 1897. Über Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen (P. brassicae, Mamestra brassicae, Pygaera bucephala, Sph. euphorbiae, Sph. ligustri, Harpyia vinula). Anat. Anz. XIV. 1.

—— 1900. Über den von v. La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 56.

—— 1903. Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Ibid. Bd. 61. 1—84.

—— 1908. Die Spermatocytenteilung bei der Hornisse (Vespa crabro L.). Ibid. Bd. 71. 571—587.

—— 1908. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Ibid. Bd. 72.

—— 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. 612—619.

Mühl, K. 1908. Raupen und Schmetterlinge. Stuttgart, Strecker und Schröder. 25 Fig. 6 T.

Munson, John P. 1907. Spermatogenesis of the Butterfly Papilio rutulus. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. 33.

Otte, Heinrich. 1907. Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima. Zool. Jahrb. Bd. 24. 431—520.

Palmén, J. A. 1883. Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten. Morph. Jahrb. Bd. 9.

Paulmier, F. C. 1899. The spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. Morph. Vol. 15. Suppl. 223—272. 2 T.

Petersen, W. 1892. Über die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. VI. 671—679.

Plate, L. 1910. Vererbungslehre und Deszendenztheorie. Festschrift zum 60. Geburtstage Rich. Hertwigs. Bd. II. 537—610.

Platner, G. 1886. Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Intern. Monatsh. f. Anat. Hist. 3.

—— 1889. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilung. Samenbildung und Zellteilung im Hoden der Schmetterlinge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33.

Poljanek, L. 1901. Zur Morphologie der äußeren Geschlechtsorgane bei den männlichen Lepidopteren. Arb. a. d. Z. Inst. Wien. Bd. 13. 155—196.

Rath, O. vom. 1892. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40.

Roepke, W. 1908. Ergebnisse anat. Untersuchungen an Standfussschen Lepidopterenbastarden. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. 44.

Schäfer, Fr. 1907. Spermatogenese von Dytiscus. Ein Beitrag zur Frage der Chromatinreduktion. Zoolog. Jahrbuch, Abt. f. Anat. Ont. Bd. 34. 381—472. 1 Tafel.

Schneider, A. 1883. Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten. Zool. Beiträge, herausgeg. v. A. Schneider. 1. Bd. 1883. 62—63.

Seiler, 1913. Vorläufige Mitteilung über das Vorkommen von Geschlechtschromosomen bei Schmetterlingen. Zool. Anzeiger. 1913. Februar-Heft.

Spichardt, C. Beitrag zur Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführgänge bei Lepidopteren. Verh. d. nat. Ver. Bonn. Jahrg. 43. 5. Folge. 1—34.

Stevens, N. W. 1906. Studies in spermatogenesis. II. A comparative study of the heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera, with special reference to sex determination. Carnegie Inst., Washington. Publ. 36. II. [Ref.]

Tichomirow, A. 1898. Zur Anatomie des Insektenhodens. Zool. Anz. Bd. 21. 623—630.

Tönniges. 1902. Beiträge zur Spermatogenese und Ovigenese der Myriapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.

Toyama, Kametaro. 1894. On the spermatogenesis of the Silk-Worm. Bull. Coll. Agric. Imp. Univ. Vol. II. Nr. 3. S. 125—157. [Ref.]

v. Tschermak, Erich. Der moderne Stand der Vererbungslehre. Arch. f. Rassen- u. Gesellschafts-Biol. Bd. 5. 305—326.

v. La Valette St. George. 1887. Spermatologische Beiträge. V. Über die Spermatocyten bei Lepidopteren. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 30.

—— 1897. Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner (Bombyx mori). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. 751—766.

Verson, E. und Bisson. 1896. Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge von Bombyx mori. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 61.

Voinov, D. N. 1903. Sur l'existence d'une double Spermatogénèse chez les papillons. Arch. de zool. exper. et gen. Ser. IV. Tome I. 49—52.

—— 1903. La spermatogénèse d'été chez le Cybister Roeselii. Ibid. 173—260.

Waldeyer, W. 1906. Die Geschlechtszellen. O. Hertwigs Handbuch d. Entw.-Lehre. 1. Bd. 1. Teil. Jena.

Wassilieff, A. 1904. Zur Spermatogenese bei Blatta germanica. Anat. Anz. Bd. 25.

Wilke, Gottfried. 1907. Die Spermatogenese von Hydrometra lacustris L. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 42. 669—720.

Zander, Enoch. 1903. Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74.

Zick. 1911. Die postembryonale Entwicklung des männlichen Genitalapparates der Schmetterlinge. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1911. Bd. 61.

Zweiger, H. 1907. Die Spermatogenese von Forficula auricularia L. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 42. 143—72.

Tafelerklärung.

Tafel II.

1. Schematisiert: Hoden der 3. Larvenperiode.
2. Schematisiert: Hoden der 5. Larvenperiode.
3. Schematisiert: Hoden der jungen Puppe. Die beiden larvalen Hoden sind zu dem unpaaren Puppenhoden zusammen getreten.
4. Schematisiert: Hoden der ält. Puppe. Fortgeschrittene Verdrehung des Hodens.
5. Schematisiert: Hoden der älteren Puppe in seitlicher Ansicht.
6. Querschn. des Puppenhodens, Mitte Februar. Follikelinhalt: Gono- u. Cytocysten.
7. Schrägschnitt des Puppenhodens, Mitte Juni. Infolge der Drehung des Hodens sind einige Follikel zweimal getroffen.
8. Die Versonsche Zelle mit jungen Spermatogonien.
9. Teil einer Follikelwand mit eng anliegenden Cytocysten.

Tafel III.

Die Spermatogonien.

10. Ruhestadium, Chromatin in Nucleolen aufgespeichert.
11. Ruhestadium, Chromatin wird an die Chromosomen abgegeben.
12. Prophase: Die Chromosomen werden sichtbar.
13. Prophase: Die Chromosomen werden sichtbar, Nucleolus schwindet.
14. Prophase: Kontraktion der Chromosomen.
15. Metaphase: Lagerung d. Chr. in die Äquatorialplatte.
16. Metaphase: Äquatorialplatte in seitlicher Ansicht.
17., 18., 19. Anaphase: Seitenansicht.
20. Anaphase: Polansicht.
21. Anaphase: Schrägansicht.
22., 23., 24. Telophase.
25a-c. Degenerierende Spermatogonien. — Die Spermatocyte.
26. Synapsis. Knäuelbildung.
27. Synapsis. Der Knäuel beginnt sich zu lösen.
28. Synapsis. Der Knäuel beginnt sich zu lösen.
29. Synapsis. Der Chromat.-Faden in Einzelchromosomen aufgebrochen.
30. Wachstumsstadium, Chromatin im Nucleolus aufgespeichert.
31. Wachstumsstadium. Der Nucleolus gibt Chromatin an die Chromosomen ab.
32. Wachstumsstadium. Centrosomen differenziert, Cilien mit Plasmatropfen.
33. Wachstumsstadium. Dass. vorgeschr. Stadium.

Die Konjugation der Chromosomen.

34. Wachstumsstadium. Die Chromosomen biegen sich zu V-förmigen Gebilden um.
35. Wachstumsstadium. Die Chrom. treten zu Ringen zusammen.
36. Wachstumsstadium. Die Chrom. bilden Chromatinringe.
37. Wachstumsstadium. Die Chrom.-Ringe kontrahieren sich. Beginn der Tetradenbildung.

Tafel IV.

38. Wachstumsstadium. Tetraden.
39. Wachstumsstadium. Dyaden. Centrosom mit Cilien.
40. Wachstumsstadium. Dyaden. Centr. wandern an d. Spindelpole.

Die Reifungsteilungen.

a) Die I. Reifungsteilung.

41. Prophase: Die Dyaden beginnen sich im Kern einseitig zu konzentrieren. Centrosomen an d. Polen.

42. Prophase: Fortschreitende Konzentration.

43. Prophase: Die Chromos. ordnen sich zur Äquatorplatte. Die Kernmembran beginnt zu schwinden.

44. Metaphase: Äquatorplatten der

45. Metaphase: 1. Reifungsteilung.

46. Metaphase: Äqu.-pl. bes. stark vergrößert. Die Chromos. der Größe nach geordnet zu Paaren. Ein 29. Chromosom vorhanden.

47. Metaphase: Äqu.-pl. von der Seite gesehen.

48., 49., 50. Anaphase.

51., 52., 53. Telophase.

Tafel V.

b) Die II. Reifungsteilung.

54., 55. Prophase.

56. Metaphase: Eine typische Äquatorialpl. wird nicht gebildet.

57. Anaphase: Sortieren der Chromosomen.

58. Telophase.

Die Spermatiden und Spermatozoen.

59. Junge Spermatide: Mitochondrien gestreckt.

60. Junge Spermatide: Mitoch. kontrahieren sich.

61. Sperm.: Die helle Innensubst. d. Mitoch. tritt an die Peripherie des Nebenkerns.

62. Spermatide: Dass. Spitzenstück sichtbar.

63. Spermatide: Dass. Spitzenstück mit deutlichem Hof.

64. Spermatide: Dass. Centrosom mit Achsenfaden.

65. Spermatide: Dass. Das Spitzenstück vor den Kern gelagert.

66. Spermatide: Mitochondrienkörper: heller Saum, dunkler Innenkörper, darin Faden (Achsenfaden).

67. Idealbild einer Spermatide (konstruiert): Kern, Mitochondrienkörper, Spitzenstück mit Hof, Plasma stark verlängert, Centrosom mit Achsenfaden.

68. Umbildungsperiode: Streckung der Zellelemente.

69. Umbildungsperiode: Streckung der Zellelemente.

70. Umbildungsperiode.

71. Umbildungsperiode: Achsenfaden doppelten Ursprungs. Plasma in Klumpen am Schwanzteil.

72. Umbildungsperiode: weit. Streckung der Zellelemente.

73. Umbildungsperiode: Chromatin im Kern verteilt.

74. Umbildungsperiode: Chromatin in Körnchen erkennbar.

75. Umbildungsperiode: Spermatozoenbündel. Spitzenstück in der Kopfnährzelle.

NB. Die in sehr vielen Keimzellen auftretenden Plasmafortsätze (»Auswüchse«) sind bei den Zeichnungen mit Absicht weggelassen worden.

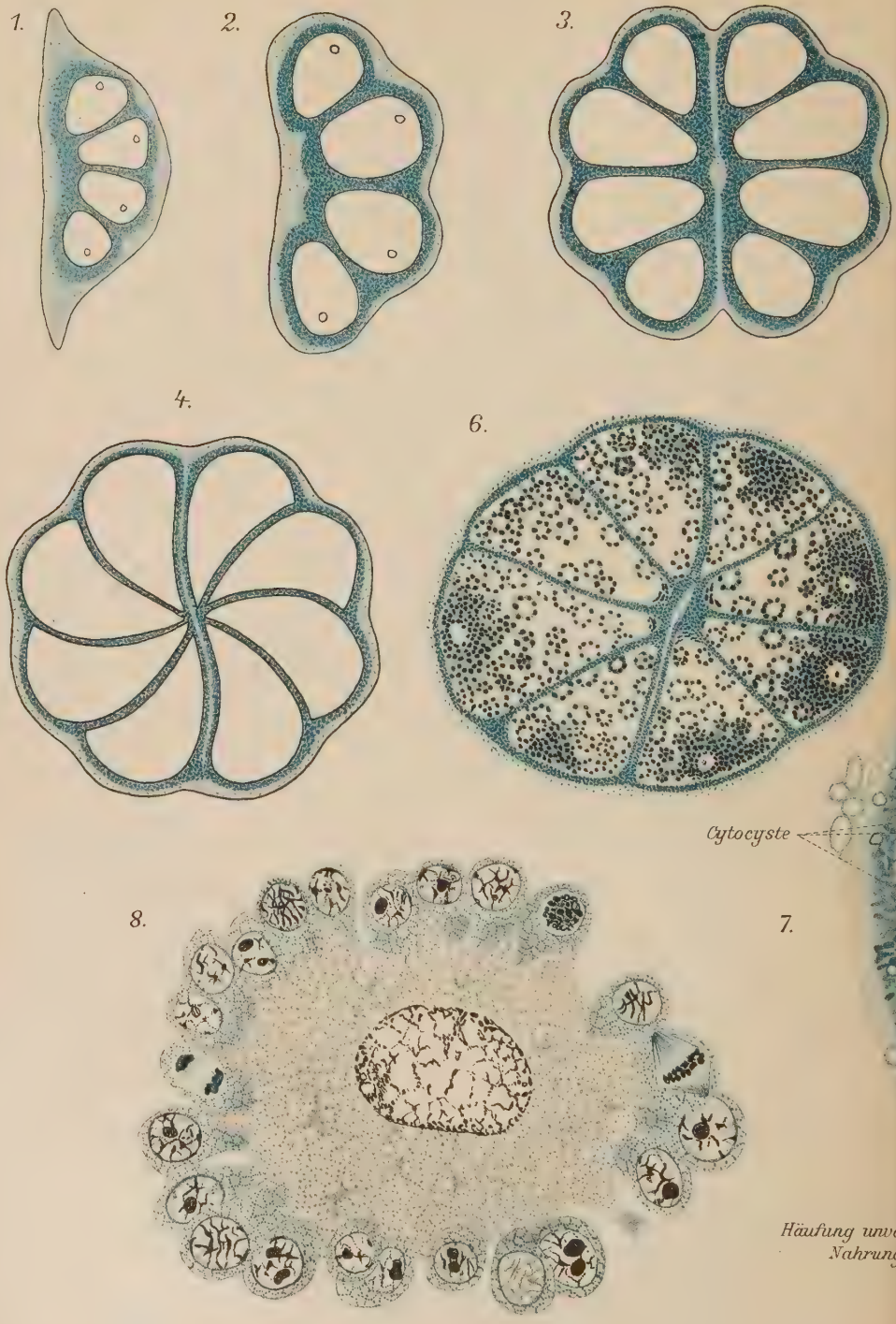
Lebenslauf.

Ich, Johann Erwin Buder, evang.-luth. Konf., Sohn des verstorbenen Schneidermeisters Johann Buder, wurde am 22. Juli 1885 zu Ebersbach i. Sa. geboren. Nach achtjährigem Besuche der achtklassigen, einfachen Volksschule meines Heimatsortes wurde ich Ostern 1900 in das Kgl. Lehrerseminar zu Löbau i. Sa. aufgenommen, das ich Ostern 1906 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Vom 2. April 1906 bis zum 31. März 1907 genügte ich meiner einjährigen Dienstpflicht bei dem I. Kgl. Sächs. (Leib-)Grenadier-Regiment Nr. 100 zu Dresden. Vom 8. April 1907 ab war ich als Hilfslehrer und vom 1. April 1909 ab als ständiger Lehrer an der mittleren und einfachen Volksschule zu Neugersdorf i. Sa. tätig. Im November 1908 bestand ich am Kgl. Lehrerseminar zu Löbau die Wahlfähigkeitsprüfung. Vom Wintersemester 1909/10 bis mit Sommersemester 1913 studierte ich, zu akademischen Studien zugelassen, an der Universität Leipzig Pädagogik, Naturwissenschaften und Mathematik. Nachdem ich am 9. und 10. Febr. 1914 die pädagogische Staatsprüfung bestanden hatte, wurde ich vom Hohen Kgl. Ministerium vom 30. April 1914 ab als Vikar dem Fürstl. Schönburgischen Lehrerseminar zu Waldenburg i. Sa. zugeteilt.

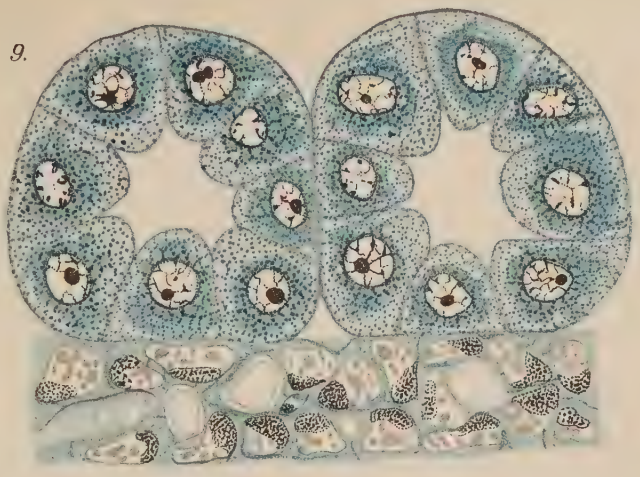
Während meines Studiums hörte ich die Vorlesungen bzw. nahm ich teil an den Übungen folgender Herren: Barth, Bergmann, Brahn, Buder, Chun, Credner, Fischer, Hempelmann, Hölder, Jungmann, Koebe, Meumann, Miche, Partsch Pfeffer, Rinne, Rohn, Sieglbauer, Simroth, Spranger, Steche, Volkelt, Wagner, Wiener, Wirth, Woltereck und Wundt.

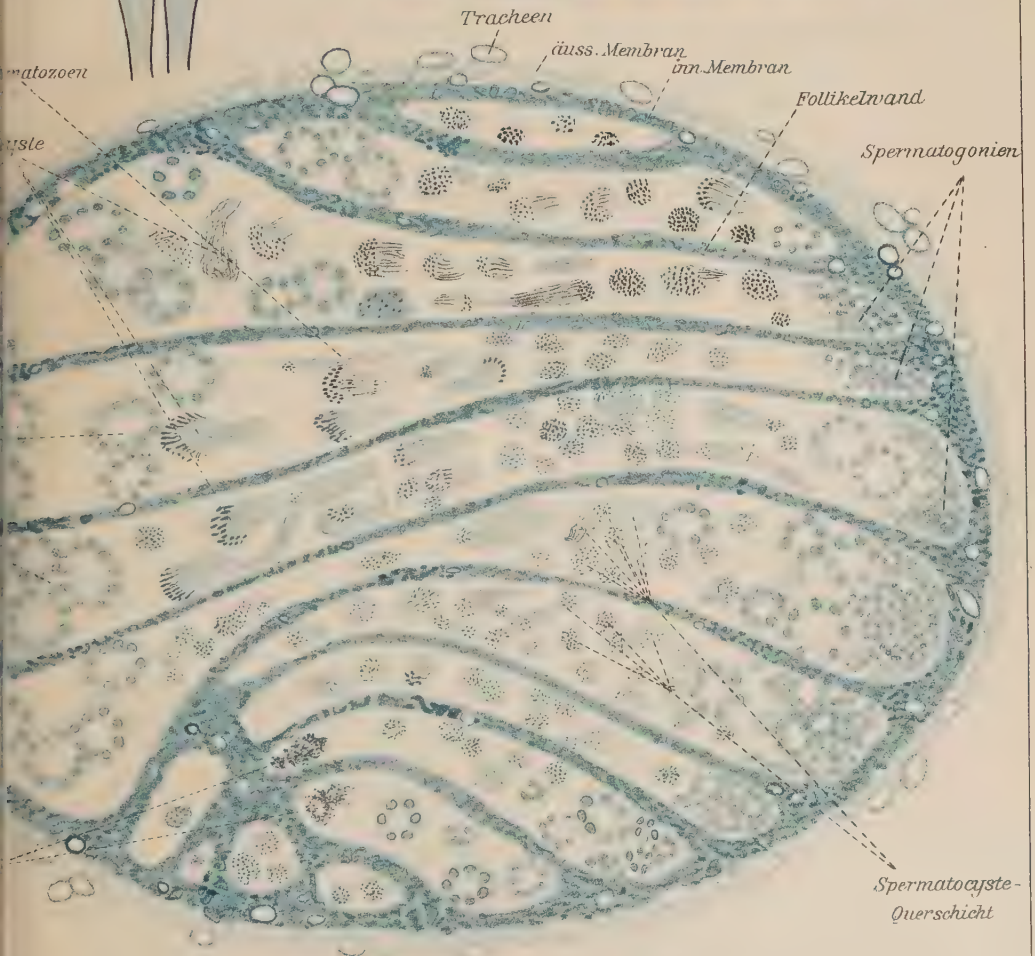
Zu besonderem Danke fühle ich mich dem verstorbenen Herrn Geheimrat Chun, sowie den Herren Prof. Dr. Woltereck und Privatdozent Dr. Steche gegenüber, die mit regem Interesse und wertvollen Anregungen an dem Fortgang meiner Arbeit teilnahmen, verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


1.
2.
3.
4.
6.
Cytocyste
8.
7.
Häufung unverd
Nahrung

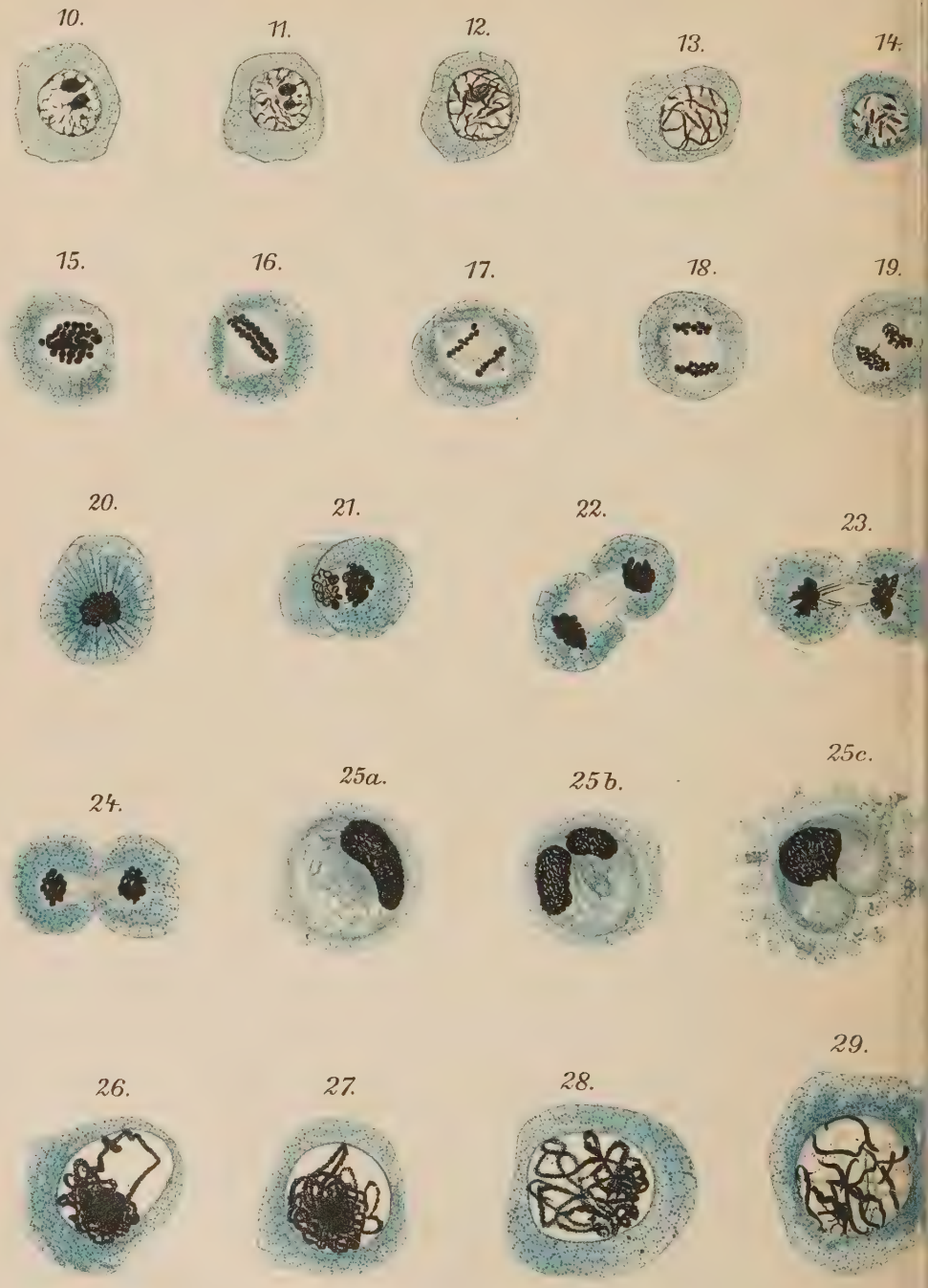
9.



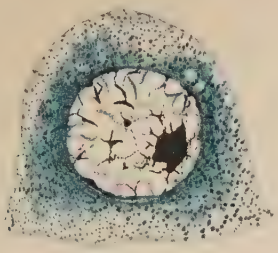


Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

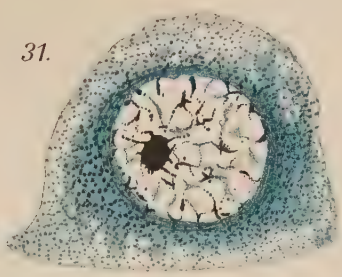
ann in Leipzig.


10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25a.
25b.
25c.
26.
27.
28.
29.

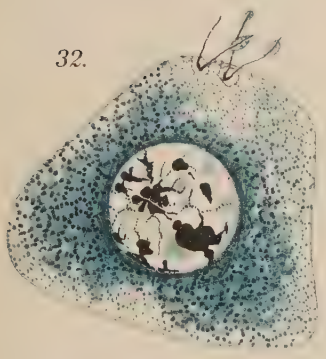
30.



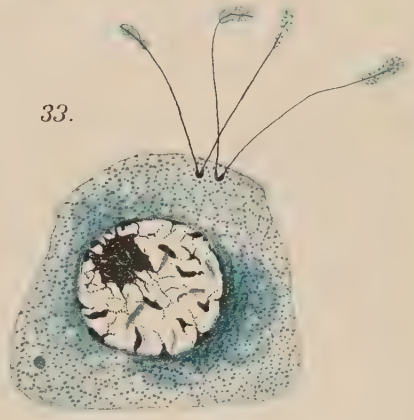
31.



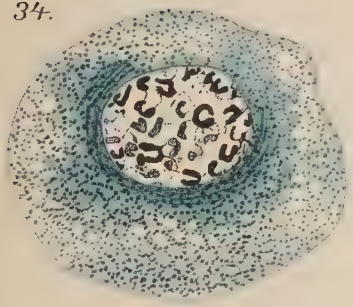
32.



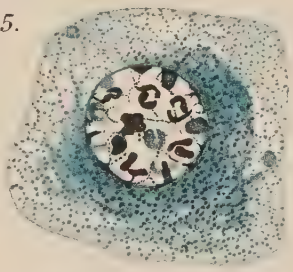
33.



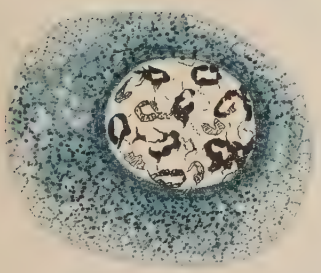
34.



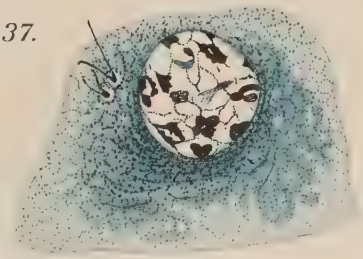
35.



36.



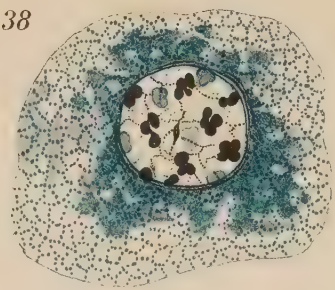
37.



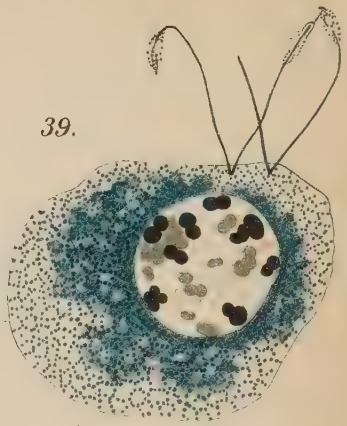
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

mann in Leipzig.

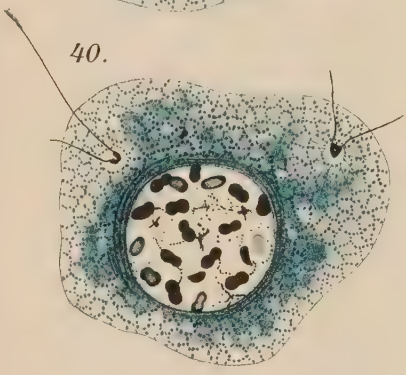
38



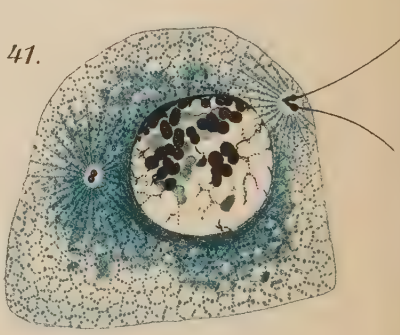
39.



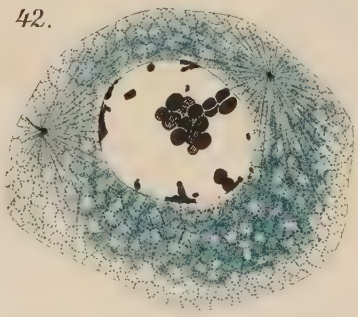
40.



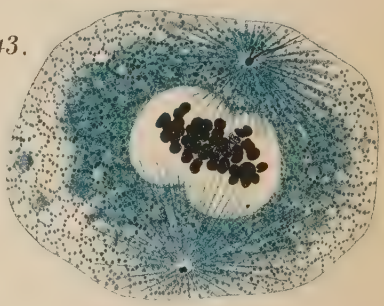
41.



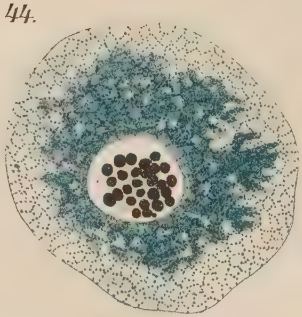
42.



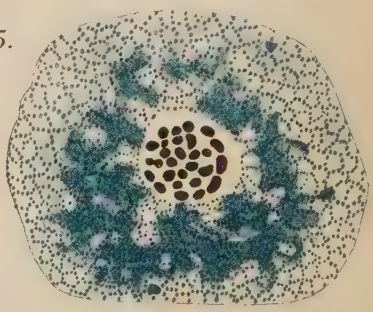
43.

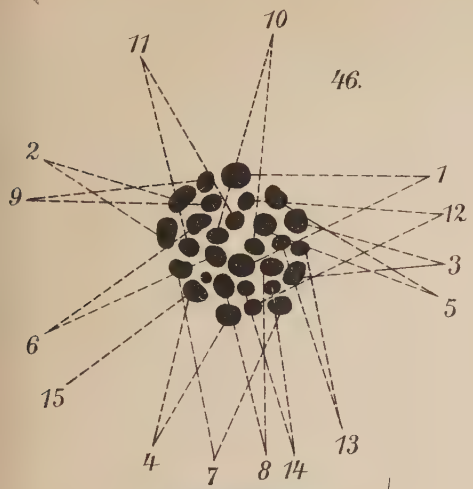


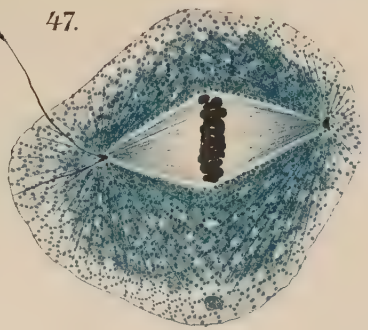
44.

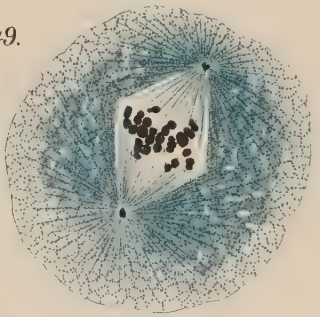


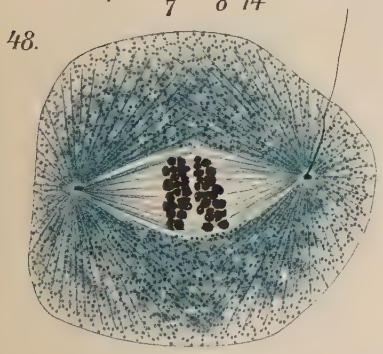
45.

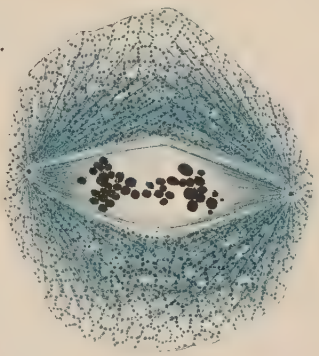


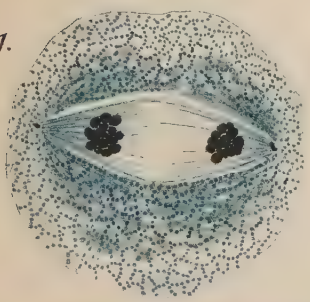


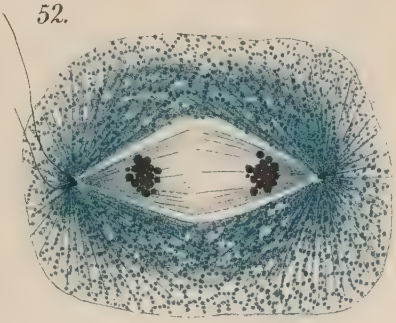


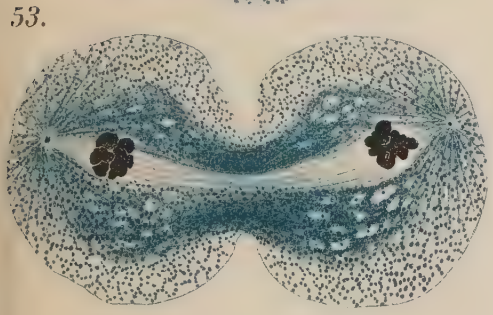






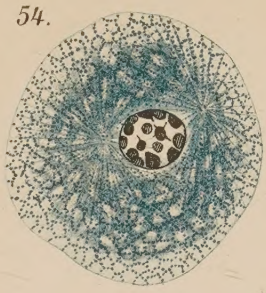




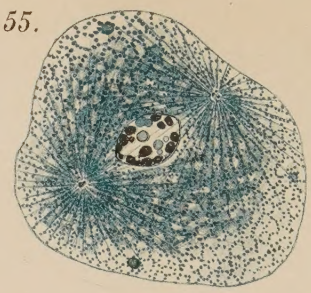


ith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

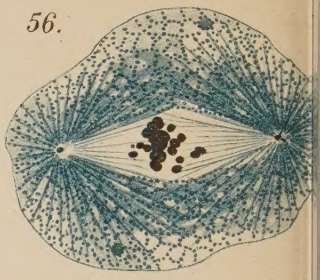
54.



55.

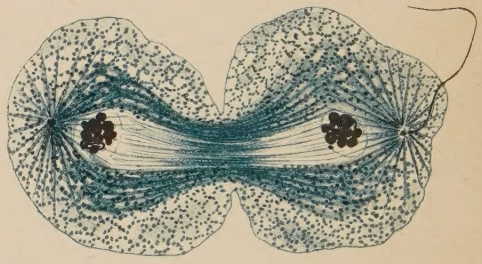


56.

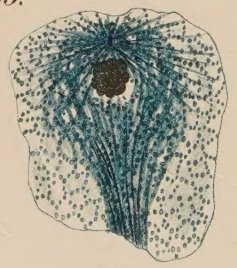


57.

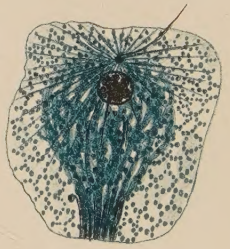
58.



59.



60.

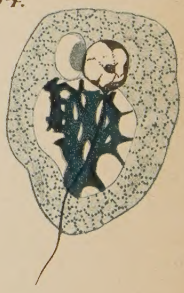


61.

62.

63.

64.



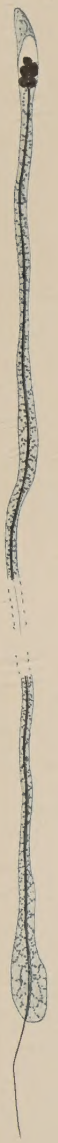
65.

66.

67.

68.

69.


70.

71.

72.

73.

74.

75.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

nann in Leipzig.